PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

42. BAND, 5. HEFT

MIT 18 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 5. NOVEMBER 1953)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1953

Planta (Berl.)

Preis DM 18.—

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W.1

---

42. Band. **Inhaltsverzeichnis.** **5. Heft**

Seite

Bauer, L., Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. Mit 13 Textabbildungen 367

Baum-Leinfellner, H., Über unifaziale Griffel und Narben. Mit 3 Textabbildungen 452

Montfort, C., Hochsommerliche Veränderungen des Chlorophyllspiegels bei Laubbäumen von gegensätzlichem photochemischem Reaktionstypus. Mit 2 Textabbildungen 461

Planta, Bd. 42, S. 367—451 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ZUR FRAGE DER STOFFBEWEGUNGEN IN DER PFLANZE MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER WANDERUNG VON FLUOROCHROMEN*.

Von

LEOPOLD BAUER**.

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. März 1953.)

A. Einleitung.

I. Einführung in die Problematik.

Es lassen sich 2 große Gruppen von Stoffbewegungen in der Pflanze unterscheiden, die man nach ihrer Wanderbahn und der Mechanik ihrer Bewegung trennen kann.

Auf der einen Seite steht der Strom des Wassers und der darin gelösten Nährsalze im Xylem (in der älteren Bezeichnungsweise der aufsteigende Saftstrom), dessen Bewegungsmechanik vor allem durch die Arbeiten RENNERS (1910—1915) hinreichend geklärt und in der Kohäsionstheorie der Wasserbewegung niedergelegt wurde. Nur die Bewegungsenergie des Wurzeldruckes leitet sich von atmungsabhängigen Prozessen her (GESSNER 1941). Der Anteil, den der Wurzeldruck an der Transportleistung der aufsteigenden Wasserbewegung hat, ist aber von untergeordneter Bedeutung.

Aus dem Wanderungs- und Speicherungsverhalten von Fluorochromen in den Blättern hat STRUGGER (1938a und b, 1939a und b, 1943) eine wichtige Erweiterung der Kohäsionstheorie vorgenommen. Läßt man Farbstoffe mit dem Transpirationsstrom aufsteigen, dann wandern sie, wenn sie nicht vom Inhalt der lebenden Blattzellen gespeichert werden, nach dem Verlassen der Gefäße in den *Membranen* der Blattparenchymzellen und reichern sich an bestimmten Orten der Blattoberfläche an. STRUGGER schließt daraus, daß die Farbstoffe somit den extrafaszikulären Wasserweg anzeigen: Die von der Kohäsionstheorie geforderten kohärenten Wasserfäden spalten in den Membranen in submikroskopische Dimensionen auf und reichen im Porensystem der Kutikula direkt bis zur Blattoberfläche.

* Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. RENNER in Dankbarkeit zum 70. Geburtstage.

** Habilitationsschrift der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Neuerdings ist aber durch eine Arbeit von HÜLSBRUCH (1944) die Frage der Stoffbewegung im Membransystem wieder mit großer Unsicherheit behaftet. HÜLSBRUCH hat für die Wanderung des Berberinsulfats in den Membranen der Wurzelrinde von *Vicia faba* eine selbständige, zum Teil beschleunigte Ausbreitung angegeben, die unabhängig von einer gleichzeitigen Wasserverschiebung sein soll. Wenn sie ihre Befunde auch zunächst ausdrücklich auf die Verhältnisse in der Wurzel beschränkt wissen will, hängen doch, falls grundsätzlich die Möglichkeit einer eigengesetzlichen Farbstoffausbreitung bestehen sollte, sämtliche Schlußfolgerungen STRUGGERs in der Luft.

Auf noch unsichererem Grunde stehen wir aber bei der Betrachtung des zweiten großen Komplexes der Stoffbewegung, der Wanderung der in den Blättern gebildeten Assimilate — in der älteren Literatur (wenn auch irreführend) der absteigende Saftstrom genannt.

Frühere Anschauungen (zusammengestellt bei MÜNCH 1930) können wir hier übergehen, denn die Hauptauseinandersetzung über eine brauchbare Theorie der Mechanik der Assimilatleitung geht um 2 Prinzipien; es stehen zur Diskussion: 1. Strömung einer Nährstofflösung im Lumen der Siebröhren und 2. selbständige Ausbreitung der einzelnen Assimilate als beschleunigte Molekularbewegung unter Mitwirkung des Plasmas.

Die Annahme einer Lösungsströmung hat ihren Angelpunkt in der Druckstromtheorie von MÜNCH (1930) und ist die Weiterführung von Gedanken PFEFFERs (1877) über Osmose. Die Vorstellung einer molekularen Ausbreitung hat zuerst SACHS (1862, 1863, 1865) entwickelt. Für ihn ist das treibende und zugleich ordnende Prinzip die Diffusion; zusätzlich dazu fordert er allerdings eine Druckströmung, die durch den Turgor des umgebenden Parenchyms verursacht werden soll. Später wurde durch MANGHAM (1917) und VAN DEN HONERT (1932) die Möglichkeit einer spreitungsähnlichen Stoffausbreitung an plasmatischen Grenzschichten in der Pflanze diskutiert, und von MASON und PHILLIS (1935, 1937) eine beschleunigte Diffusion im Plasma angenommen. Auf Grund seiner Arbeiten über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren vertritt zur Zeit vor allem SCHUMACHER (1933—1950) die Vorstellung einer Stoffwanderung als Molekularbewegung im Plasma der Siebröhren. Auf den Mechanismus legt er sich allerdings nicht fest.

Die Fülle der Arbeiten, die sich auch in neuerer Zeit mit dem Problem der Assimilatleitung auseinandersetzen, hat noch keine Entscheidung für oder gegen eine der beiden Grundanschauungen über die Stoffwanderung gebracht. Auf ihre ausführliche Wiedergabe an dieser Stelle wird unter Hinweis auf die zahlreichen Zusammenfassungen in

der Literatur verzichtet (MÜNCH 1930, CURTIS 1935, MASON und PHILLIS 1937, CRAFTS 1938, 1939, 1951).

Nichts charakterisiert besser die Problemlage als die resignierte Feststellung CRAFTS' (1951, S. 169) am Schluß seines neuesten Sammelberichtes: "The subject of translocation of solutes in plants was one of the first to be investigated by plant physiologists. In spite of the continued interest, translocation is still controversial, many of the major problems are unsolved, and little progress has been made in recent years toward agreement on interpretation of experimental results."

Für die erneute Überprüfung der erweiterten Kohäsionstheorie STRUGGERs kam nur das Studium der Fluorochromausbreitung in Frage, aber auch für das Siebröhrenproblem wählte ich als Hauptuntersuchungsmethode im Anschluß an frühere Befunde (BAUER 1949) die Analyse des Farbstoffverhaltens.

Bestimmend für die Wahl der Methodik war weniger die leichte Handhabung als vielmehr die Tatsache, daß sich gerade in der Ausdeutung der Versuche mit Farbstoffen der Meinungsstreit um die beiden Leitungsprinzipien am deutlichsten widerspiegelt. Der Hebel zur Lösung der verfahrenen Problematik mußte da ansetzen, wo sich die Vertreter der entgegengesetzten Anschauungen in der *Methodik* am nächsten kommen, um eine gemeinsame Diskussionsgrundlage zu schaffen.

Für beide Problemkreise sind bisher teilweise dieselben Fluorochrome verwendet worden, wobei das Verhalten der *gleichen* Farbstoffe nicht nur in verschiedenen, sondern auch in gleichen Leitungssystemen zu ganz *unterschiedlichen* Deutungen des Ausbreitungsmechanismus geführt hat.

So soll das *Fluoreszein* in den *Siebröhren* einerseits einer stark beschleunigten Molekularbewegung fähig sein (W. SCHUMACHER 1933, 1937, 1947, 1950; A. SCHUMACHER 1948), andererseits aber passiv in einer strömenden Lösung transportiert werden (ROUSCHAL 1942, BAUER 1949).

In den *Membranen* wiederum gilt es (STRUGGER 1935) als Anzeiger einer Wasserströmung (wenn auch seine Eignung dafür aus anderen Gründen beschränkt ist).

Ein weiterer wichtiger und viel verwendeter Farbstoff, das *Berberinsulfat*, erreicht in den *Siebröhren* etwa die gleichen Ausbreitungsgeschwindigkeiten wie das Fluoreszein (BAUER 1949), muß also auch denselben Ausbreitungsmechanismus wie dieses haben; nach BAUER wird es im Zellsaft bewegt.

Im *Membransystem* wird es als Indikator für Wasserbewegungen empfohlen (STRUGGER 1939a und b, 1943), soll sich aber nach HÜLSBRUCH (1944) in den Membranen der Wurzelrinde unabhängig von einer Lösungsströmung zum Teil mit erheblicher Geschwindigkeit ausbreiten.

Damit ist die Stoffbewegung in beiden Leitungssystemen mit der gleichen Problematik behaftet und die gemeinsame experimentelle Bearbeitung notwendig geworden.

Vor einer Analyse des schwerer zu interpretierenden Vordringens in den Siebröhren mußte das Verhalten der Fluorochrome in den Membranen klargestellt werden, wenn auch daraus keine endgültigen Schlußfolgerungen über den Ausbreitungsmechanismus in den Siebröhren gezogen werden konnten.

Sollte sich herausstellen, daß die Farbstoffe in den Membranen unabhängig von einer gleichzeitigen Wasserverschiebung wandern, dann wäre die Ausdeutung der Ausbreitungsphänomene in den Siebröhren im Sinne einer Molekularbewegung *wesentlich* gestützt. Alle Experimente dagegen, die für eine Massenströmung sprechen würden, müßten mit einem Fragezeichen versehen werden.

Könnte jedoch die STRUGGERsche Auffassung endgültig bestätigt werden, daß in den Membranen die Grundbewegung eine (eventuell gehemmte) Diffusion ist, die *nur* durch eine Wasserverschiebung beschleunigt werden kann, dann beständen wenigstens von vornherein keine theoretischen Bedenken gegen eine Deutung der Farbstoffausbreitung in den Siebröhren als Massenströmung, wenn auch die Experimente dann *nicht* direkt als *Stütze* für die Vorstellung einer Lösungsströmung oder etwa als Widerlegung einer molekularen Ausbreitung in den Siebröhren zu gelten hätten. Der *Beweis* für oder gegen eine der beiden Möglichkeiten kann nur aus den Siebröhrenexperimenten selbst kommen.

Die vorliegende Arbeit, die sich nach dem Dargelegten mit einer Reihe von Untersuchungen anderer Autoren auseinandersetzen muß, hat daher eine betont methodisch-kritische Note. Darüber hinaus hat sie zum Ziel, durch leicht zu überblickende und eindeutige Experimente wesentliche Beiträge zu liefern, die uns dem endgültigen Verständnis der Stoffbewegung in der Pflanze näherbringen.

II. Anmerkungen zur Methodik.

Es würde die Übersichtlichkeit der Arbeit stören, wenn an dieser Stelle bereits die Einzelheiten der angewandten Methoden dargelegt würden. Jede Versuchsgruppe verlangt ein eigenes Eingehen auf methodische Feinheiten, die am besten mit den Versuchen selbst besprochen werden. Einige allgemeinere Ausführungen sollen aber vorausgeschickt werden.

a) Die Wahl der Farbstoffe.

Die Untersuchung der *Membranwanderung* der Farbstoffe konzentrierte sich hauptsächlich auf Berberinsulfat (Berberinum bisulfuricum cryst. Merck Nr. 1817 und Berberinum sulfuricum puriss. cryst. solubile

Merck Nr. 1818). Die beiden Farbsalze eigneten sich gleich gut. Unterschiedlich war allerdings der p_H-Wert der Lösungen: Bisulfat 1 : 100 p_H 2,11 und 1 : 1000 p_H 2,9; neutrales Sulfat 1 : 100 p_H 5,29 und 1 : 1000 p_H 5,98. Bei längerer Versuchsdauer war daher die Giftigkeit des Bisulfates größer. Fluoreszein kam leider wegen seiner raschen Aufnahme durch die Zellen des Blattparenchyms für diese Untersuchungen nicht in Frage.

Die Versuche wurden zum Teil auf oxypyrentrisulfosaures Natrium ausgedehnt, für das ich den von ZIEGENSPECK (1944) vorgeschlagenen Namen Oxypyrengelb bevorzuge.

Für die Farbstoffwanderung im *Lumen* der Blatthaare und Siebröhren wählte ich das Fluoreszein. Ich verwendete statt des Kaliumsalzes ausschließlich das Natriumsalz, das unter dem Namen Uranin im Handel ist. Es eignet sich, wie auch SCHUMACHER (1936) betont, gleich gut wie das Kaliumfluoreszein. Die Konzentration betrug stets 1 : 1000 in 8%iger Gelatine.

In den Blatthaaren von *Cucurbita pepo* gelangte außerdem noch Rhodamin B zur Anwendung, dessen anderes Speicherungsverhalten in der Zelle interessante Vergleiche mit der Uraninwanderung zuließ.

b) Die statistische Auswertung der Ergebnisse.

Die Tabellenwerte stellen die Mittelwerte (M) $\pm$ mittleren Fehler (m) aus meist 10 Einzelmessungen dar. Der mittlere Fehler wurde nach $m = \sqrt{\frac{\sum u^2}{n(n-1)}}$ berechnet.

Die Differenz zweier Mittelwerte wurde dann als reell angesehen, wenn $M_1 - M_2 \geq t_{2(n-1)} \cdot \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ war. Die t-Werte wurden der t-Tafel aus POST (1952) entnommen; sie sind je nach der gewählten Sicherungsgrenze und der Zahl der Freiheitsgrade verschieden. Es wurden die t-Werte für eine Sicherungsgrenze von 1 und 5% eingesetzt, da eine Differenz als „gut gesichert" bzw. „gesichert" gilt, wenn eine Wiederholung unter gleichen Bedingungen mit 99 bzw. 95% Wahrscheinlichkeit das gleiche Ergebnis liefert; geringere Wahrscheinlichkeiten gelten als nicht gesichert (vgl. POST 1952). In den Tabellen bedeutet — nicht gesicherte Differenz, + gesicherte Differenz, ++ gut gesicherte Differenz.

Auf die statistische Sicherung der Mittelwertsdifferenz wurde dann verzichtet, wenn der Unterschied der beiden zu vergleichenden Werte so augenfällig war, daß an ihm von vornherein nicht gezweifelt werden konnte.

c) Plasmolytika.

Für die grenzplasmolytischen Untersuchungen verwendete ich Rohrzucker reinst (Merck Nr. 7652) und für die Erzeugung von Saugkraft-

differenzen im Gewebe außerdem noch gewöhnlichen Haushaltzucker, KNO_3 (Merck p. a.) und Glycerin DAB 6 konz. Mit Haushaltzucker wurden auch die meisten Zuckerfütterungen durchgeführt; es zeigte sich kein Unterschied zum reinsten Zucker.

d) Die Apparatur zur Prüfung der Temperaturabhängigkeit der Stoffleitung.

Diese Apparatur ist in Abb. 1 wiedergegeben. Mit ihr konnte die Abhängigkeit sowohl der Assimilat- als auch der Farbstoffleitung von den Temperatur geprüft werden. Es wurde entweder am Blattstiel von *Pelargonium* oder am Hypokotyl von *Helianthus* mittels eines Kühlmantels aus Glas eine Strecke von 5 cm unterkühlt. Die Kontrollen steckten

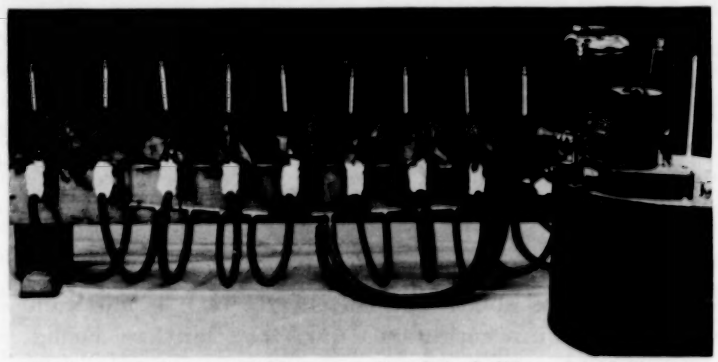

Abb. 1. Apparatur zur Kühlung von Sproßabschnitten und Blattstielen.

in gleich langen Glasröhrchen bei Normaltemperatur. Die Kühlflüssigkeit (Schneewasser) wurde durch die Umlaufpumpe eines Höpplerthermostaten bewegt und war während der Versuche zwischen $+2^0$ C und $+2{,}5^0$ C konstant; ihre Temperatur wurde unmittelbar nach dem Passieren des Kühlmantels gemessen.

Die Temperatur der Kontrollen war in den Farbstoffversuchen mit Blättern während der Versuchszeit von 3 Std praktisch konstant 22^0 C. Die Versuchsserien, in denen die Temperaturabhängigkeit der Assimilatleitung geprüft wurde, dauerten dagegen mehrere Tage und wurden im Gewächshaus durchgeführt. Die nicht unterkühlten Teile der Versuchspflanzen und der Kontrollen machten gleichzeitig den Tagesgang des Temperaturwechsels mit. Die Gewächshaustemperatur, die alle 3 Std abgelesen wurde, hielt sich zwischen $+14{,}5^0$ C nachts und $+20^0$ C gegen Mittag, da glücklicherweise auch die Außentemperatur keine größeren Schwankungen aufwies.

e) Die optische Ausrüstung.

Als Fluoreszenzeinrichtung stand anfänglich das REICHERTsche Modell Lux UW zur Verfügung, mit der durch Auswechseln der Filter auch im

Blaulicht gearbeitet werden konnte. Untersuchungen im Auflicht wurden mit Hilfe des Epikondensors W von Zeiß durchgeführt.

Ein Teil der Versuche konnte mit der großen Fluoreszenzeinrichtung Lux UV für durchfallendes Licht und Auflicht der Firma Reichert nachgeprüft werden, die mir die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt hat. Ich möchte ihr an dieser Stelle meinen Dank aussprechen, daß sie mir dadurch den Abschluß dieser Arbeit sowie die weitere Vertiefung der Probleme ermöglicht hat.

f) Die Versuchspflanzen.

Hydrocleis nymphoides, *Galinsoga parviflora*, *Vicia faba*, *Allium cepa* waren die Objekte zur Untersuchung der Farbstoffausbreitung in den Membranen; an *Cucurbita pepo* wurde das Farbstoffvordringen in den Haaren studiert; an *Ficus elastica*, *Helleborus foetidus* und *Madia dissitiflora* wurden die Grenzplasmolysewerte der Blattparenchymzellen bestimmt; für die histochemischen Untersuchungen dienten *Madia dissitiflora* und *elegans*, *Vicia faba* und *Calendula officinalis*; *Pelargonium zonale* wählte ich schließlich als Hauptobjekt für alle Siebröhrenversuche mit Farbstoffen, um mit SCHUMACHER die gleiche Diskussionsgrundlage zu haben. Darüber hinaus wurden einige Versuche an Bäumen (*Prunus avium*, *Populus* spec.) durchgeführt, die größtenteils einem Waldabschnitt bei München-Obermenzing angehörten, während alle übrigen Pflanzen im Botanischen Garten zur Verfügung standen.

B. Experimenteller Teil.

I. Die Diffusion der Farbstoffe in Gelatine.

Allen Farbstoffversuchen mit Pflanzen mußten Modellversuche vorausgehen, in denen die Diffusionsgeschwindigkeit der Farbstoffe unter gleichen Bedingungen bestimmt wurde. Es ist üblich, die Farbstoffe in 10%iger Gelatine diffundieren zu lassen, da die Diffusion der meisten Stoffe im Gelatinegel fast ebenso schnell verläuft wie in Wasser (MÜNCH, S. 18). Der p_H-Wert der mehrfach mit destilliertem Wasser gewaschenen Gelatine und der Farbstofflösungen wurde mit einem m/150 Phosphatpuffergemisch auf p_H 4,79 gebracht und lag damit in unmittelbarer Nähe des I.E.P. der Gelatine. Dies war nötig, um die freie Diffusion der Farbstoffe so wenig wie möglich durch Ionenbindung an der Gelatine zu stören.

Die Farbstoffe wurden in den Konzentrationen 1 : 1000 verwendet und die Ablesungen im UV-Licht mit dem Horizontalmikroskop in den Zeitintervallen vorgenommen, in denen auch das Farbvordringen im Pflanzengewebe gemessen wurde, denn es kam darauf an, Diffusionswerte gerade aus diesen Zeiträumen zur Verfügung zu haben. Aus dem

letzten Meßwert nach 24 Std wurde nach $C = \frac{s^2}{t}$ die Diffusionskonkonstante C bestimmt und mit ihrer Hilfe nach $s = C \cdot t$ jeder bei kürzeren Zeiten *gemessenen* Strecke eine *errechnete* gegenübergestellt (Tabelle 1). Daß die Meßwerte im allgemeinen — außer bei Berberinsulfat — etwas höher sind als die errechneten Werte, liegt wohl daran, daß die Farbstoffspitze stark verschwommen war. Wegen der Überstrahlungen durch die Hauptmasse des Farbstoffes wurde die Meßskala etwas zu weit vorn angesetzt. Die Übereinstimmung ist aber trotzdem ausreichend. Die bereits vorliegenden Diffusionsmessungen früherer Autoren (STRUGGER 1939a, DRAWERT 1951, PERNER 1950) sind für den Zweck der Untersuchung nicht zu brauchen, da sie im Abstand von 24 Std vorgenommen wurden und sich außerdem auf höhere Konzentrationen beziehen.

Tabelle 1. *Diffusion der Farbstoffe in 10%iger Gelatine.*
Farbstoffkonzentration 1 : 1000.

Berberinsulfat			Oxypyrengelb			Rhodamin B			Uranin		
Zeit min	Strecke gemessen μ	Strecke errechnet μ	Zeit min	Strecke gemessen μ	Strecke errechnet μ	Zeit min	Strecke gemessen μ	Strecke errechnet μ	Zeit min	Strecke gemessen μ	Strecke errechnet μ
1	304	324	1	292	273	1	331	351	1	413	405
2	412	458	2	403	387	2	462	496	2	631	573
3	503	561	3	509	473	3	616	607	3	785	702
4	599	648	4	567	546	4	731	701	4	940	810
5	655	706	5	656	612	5	827	784	5	1025	906
10	984	1026	10	904	865	10	1153	1109	10	1380	1281
15	1190	1257	15	1085	1058	15	1348	1358	15	1648	1568
20	1340	1451	20	1299	1245	20	1481	1567	20	1940	1812
30	1570	1776	30	1539	1495	30	1868	1940	30	2320	2219
40	2000	2051	40	1802	1756	40	2185	2218	40	2705	2560
50	2110	2293	50	2000	1965	50	2540	2479	50	3010	2865
60	2390	2513	60	2148	2119	60	2770	2716	60	3220	3118
120	3270	3555	120	2980	2995	120	3845	3840	120	4520	4430
180	4030	4351	180	3570	3563	180	4320	4240	180	5480	5430
900	9050	9730	900	8193	8130	900	10300	10520	900	12490	12160
1440	12310		1440	10380		1440	13300		1440	15380	

Diese Diffusionswerte geben uns einen Maßstab für die Geschwindigkeit des Farbvordringens im Gewebe — allerdings mit der Einschränkung, daß dabei Flüssigkeitsbewegungen in der Wanderbahn praktisch ausgeschaltet sein müssen. Da die Farbstoffausbreitung in der Membran oder im Lumen der Zellen unter diesen Bedingungen stets wesentlich geringer gefunden wurde als diejenige in Gelatine (s. unten), durften alle experimentell erzeugten Farbstoffbeschleunigungen nur an der Ausbreitungsgeschwindigkeit im *Gewebe* gemessen werden. Eine echte Beschleunigung konnte also schon dann gegeben sein, wenn die Geschwindigkeit die der freien Diffusion in Gelatine noch nicht erreichte.

II. Die Membranwanderung der Farbstoffe.

1. Die Berberinsulfatwanderung in der Wurzel von *Vicia faba*.

Es wurde bisher allgemein als sicher angenommen, daß die STRUGGERschen Versuche über Farbstoffwanderung in den Membranen des Blattparenchyms wirklich eine Wasserbewegung in deren submikroskopischen Kapillaren beweisen. Die erweiterte Kohäsionstheorie ist bereits in die Lehrbücher eingegangen.

HÜLSBRUCH (1944) hatte sich nun zur Aufgabe gestellt, für die *Wurzel* zu zeigen, daß extrafaszikulärer Wasser- und Farbweg identisch sind (S. 222). Unter extrafaszikulärem Wasserweg versteht sie aber *nur* den Weg über die Membranen und wählte dementsprechend als Indikator das Berberinsulfat, das sich im lebenden Gewebe ausschließlich in diesen bewegt. Das Problem ist aber in dieser Einseitigkeit sicher falsch gestellt, denn nach den Untersuchungen BREWIGS (1936, 1937, 1939) geht doch offenbar die Hauptmenge des Wassers in der Wurzel *durch* die Rindenparenchymzellen. Solange darüber keine endgültige Klarheit herrscht, kann man höchstens nach einer *Beteiligung* des Membransystems an der Wasserleitung in der Wurzel fragen.

Es ist daher nicht erstaunlich, daß sie das ursprüngliche Ziel ihrer Arbeit nicht erreichen konnte. Die Befunde, die sie statt dessen mitteilt, mußten wegen ihrer theoretischen Bedeutung (falls sie reproduzierbar wären) den Ausgangspunkt aller Nachuntersuchungen über die Membranwanderung der Farbstoffe bilden.

Sie fand in Wurzel*schnitten* Wanderungsgeschwindigkeiten, die der Größenordnung nach als Diffusion verstanden werden können (1,06 mm/Std bei 130 sec Versuchsdauer), während sie in der gleichen Versuchszeit für Wurzel*stücke* Minimalgeschwindigkeiten von 83 mm/Std erhielt. Diese unerklärliche Beschleunigung der Wanderung im intakten Gewebe gegenüber den Schnitten geht weit über die Diffusionsgeschwindigkeit in Gelatine hinaus. HÜLSBRUCH glaubt an eine diffusionsähnliche Ausbreitung mit Beteiligung der Plasmagrenzschichten.

Eigene orientierende Versuche mit Wurzelschnitten ergaben in der HÜLSBRUCHschen Arbeitsweise Werte, die sich mit ihren entsprechenden Daten vergleichen und als Diffusion auffassen lassen. Sie sollen nicht näher ausgeführt werden. Ich konzentrierte mich hauptsächlich auf Versuche mit ganzen Wurzeln oder Wurzelstücken, weil diesen die größere Bedeutung im Hinblick auf HÜLSBRUCHS Ergebnisse zukommt. Schon in den ersten Versuchsserien konnten die ungewöhnlichen Farbstoffgeschwindigkeiten nicht bestätigt werden. Da — wie ich vorausnehmen will — die HÜLSBRUCHschen Daten auf Versuchsfehlern beruhen, möchte ich gerade die methodische Seite der Untersuchungen genauestens darstellen.

Es galt zunächst — wie es auch HÜLSBRUCH getan hat — das Vordringen des Farbstoffes in der Wurzelrinde unter Bedingungen zu beobachten, unter denen aller Voraussicht nach störende Wasserbewegungen ausgeschaltet waren. Die Wurzeln wurden vom Keimling getrennt und bei Zimmertemperatur, bei der auch alle weiteren Experimente ausgeführt wurden, 24—48 Std unter mehrmaliger Erneuerung des Wassers aufbewahrt.

Neutrales Berberinsulfat 1 : 1000 wurde teils als wäßrige Lösung, teils in 10%iger Gelatine geboten. Grundsätzlich ließ ich die Objekte bis unmittelbar vor dem Schneiden in Kontakt mit dem Farbstoff — im Gegensatz zu HÜLSBRUCH, die durch Einwirkung von wenigen Sekunden oder Minuten den Wurzeln nur einen bestimmten Farbvorrat mitgab. Ich kann aber nicht einsehen, warum die Wanderungsgeschwindigkeit auf „Farbvorrat" und nicht auf „Farbkonzentration" bezogen werden soll. Es wird mit dem Begriff „Farbvorrat" keine neue Größe in die Betrachtung eingeführt, die dem kausalen Verständnis der Farbwanderung dienlich sein kann. Im Gegenteil, es wird damit nur eine neue Variable geschaffen; denn bei einem beschränkten Farbvorrat verändert sich sehr rasch und in unübersichtlicher Weise die Anfangskonzentration.

a) Versuche mit Farbstoffgelatine.

Die Wurzeln wurden mit Filtrierpapier sorgfältig abgetrocknet, rasch auf die in einer Petrischale erstarrte Gelatine gelegt und mit einem Deckel verschlossen. Da nach kurzzeitiger Berührung mit der Farbstoffgelatine, wie sie HÜLSBRUCH beschreibt, kaum eine Anfärbung zu sehen war, ging ich zu längeren Färbezeiten über. In Tabelle 2 ist das Farbvordringen in Abhängigkeit von der Zeit für die Konzentrationen 1 : 100 und 1 : 1000 festgehalten. Vergleichen wir die bei Konzentration 1 : 1000 zurückgelegten Strecken mit denen, die bei Diffusion in Gelatine gemessen wurden, dann kann von einer Beschleunigung keine Rede sein; im Gegenteil, der Farbstoff breitet sich erheblich langsamer aus. Vielleicht ist die Reibung in den Membranen etwas größer als im Gelatinegel, sicher aber ist, daß die Hauptverzögerung durch Bindung an die negativ geladene Wandsubstanz hervorgerufen wird. Dadurch wird das Konzentrationsgefälle rascher abgeflacht und das Farbstoffvordringen verlangsamt. Die nach $C = \frac{s^2}{t}$ errechnete Diffusionskonstante muß daher mit vorrückender Zeit kleinere Werte liefern, worauf auch HÜLSBRUCH aufmerksam gemacht hat.

Es besteht aber keine Veranlassung, die Grundbewegung der Farbstoffausbreitung nicht als Diffusion anzusprechen, nur weil sie von einer Bindung an negative Membranorte (Carboxylgruppen) überlagert wird.

Tabelle 2. *Farbvordringen in wassergesättigten Wurzelstücken von Vicia faba aus Farbstoffgelatine.*
a 1 : 100, b 1 : 1000.

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	10	10	0,40	0,010	zu Tabelle $5a_1$: —[1]	2,40
a_2	10	20	0,47	0,006	zu Tabelle $5a_2$: —	1,41
a_3	10	30	0,53	0,011	zu Tabelle $5a_3$: —	1,06
a_4	10	40	0,57	0,013	zu Tabelle $5a_4$: —	0,85
a_5	10	50	0,59	0,012	zu Tabelle $5a_5$: —	0,71
a_6	10	60	0,61	0,011	zu Tabelle $5a_6$: —	0,61
b_1	10	10	0,21	0,007	zu Tabelle $5b_1$: —	1,26
b_2	10	20	0,25	0,015	zu Tabelle $5b_2$: —	0,75
b_3	10	30	0,29	0,011	zu Tabelle $5b_3$: —	0,58
b_4	10	40	0,31	0,008	zu Tabelle $5b_4$: —	0,46
b_5	10	50	0,33	0,010	zu Tabelle $5b_5$: —	0,40
b_6	10	60	0,35	0,009	zu Tabelle $5b_6$: —	0,35

[1] Vgl. unten.

Die Diffusionsgeschwindigkeit änderte sich auch kaum, wenn das Gewebe nicht voll wassergesättigt war, da aus erstarrter Gelatine kein freies Lösungswasser, sondern nur Farbstoffmolekeln übertreten. Tabelle 3 enthält die Werte von Wurzeln, welche zu den Versuchen direkt aus dem Sägemehl entnommen wurden, in dem die Samen zur Keimung ausgelegt worden waren.

Tabelle 3. *Farbvordringen in nicht wassergesättigten Wurzelstücken von Vicia faba aus Farbstoffgelatine 1 : 1000.*

n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
10	10	0,165	0,003	zu Tabelle $2b_1$: ++	0,99
10	20	0,24	0,009	zu Tabelle $2b_2$: —	0,72
10	30	0,27	0,008	zu Tabelle $2b_3$: —	0,54
10	40	0,29	0,009	zu Tabelle $2b_4$: —	0,43
10	50	0,31	0,007	zu Tabelle $2b_5$: —	0,37
10	60	0,33	0,008	zu Tabelle $2b_6$: —	0,33

Nur der 10 min-Wert ist wesentlich verschieden von dem wassergesättigter Gewebe. Ich möchte darin aber keinen echten Unterschied in der Geschwindigkeit erblicken, sondern eher annehmen, daß in den wassergesättigten, rasch abgetrockneten Wurzeln die Gefahr einer leichten Verschmierung des Farbstoffs beim Schneiden nicht ganz ausgeschaltet werden kann. Der erste Meßwert ist daher sicher etwas zu hoch.

Hülsbruch glaubt, durch Auflegen der Wurzelstücke auf Zuckergelatine eine dem Farbvordringen entgegengesetzte Wasserbewegung

im Gewebe hervorrufen zu können. Sie findet keinen Unterschied in der Ausbreitung gegenüber den unbehandelten Kontrollen, glaubt jedoch zu Unrecht, daraus schließen zu dürfen, daß Wasser, das dem Farbstoff entgegenströmt, ohne Einfluß auf die Geschwindigkeit des Farbvordringens sei. *Einwandernder Farbstoff und austretendes Wasser haben aber verschiedene Wanderbahnen!* Denn die osmotische Saugung der Zuckerlösung wirkt doch nur über eine semipermeable Membran, also auf die äußerste lebende Epidermisschicht, nicht auf das submikroskopische Kapillarensystem der Membran.

Die gleiche Kritik gilt auch für ihre Versuche, in denen sie in Anlehnung an Befunde von BREWIG (1936, 1937, 1939) die Farbstoffausbreitung gegen einen *starken*, entgegengerichteten Wasserstrom zu prüfen suchte.

Entsprechende eigene Versuche (Tabelle 4) bestätigen, daß die Farbstoffdiffusion in den Membranen durch einen osmotischen Wasserentzug (0,3 molare KNO_3-Lösung) nicht merklich beeinfluß wird.

Tabelle 4. *Farbvordringen in nicht wassergesättigten Wurzelstücken von Vicia faba.* a Farbstoffgelatine; b Farbstoffgelatine + 0,3 mol KNO_3.

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	10	0,16	0,006	0,96
b	10	10	0,16	0,003	0,96
a	10	30	0,27	0,004	0,54
b	10	30	0,28	0,006	0,56

b) Versuche mit Farbstofflösung.

α) Farbvordringen in Hauptwurzeln.

Wenn man *wassergesättigten* Wurzeln den Farbstoff in wäßriger Lösung bot, änderten sich praktisch die Geschwindigkeiten nicht (Tabelle 5).

Vicia faba-Wurzeln, die in feuchtem Sägemehl herangezogen werden, entwickeln nach URSPRUNG und BLUM (1921) Saugkräfte von etwa 1,5 Atm. Legt man solche *nicht* wassergesättigten Wurzeln in die Versuchslösung, dann wird die Farbstoffausbreitung in den Membranen des Wurzelparenchyms durch diese Saugkräfte beschleunigt — oder anders ausgedrückt — der Farbstoff *passiv* mit einem Wasserstrom bewegt (Tabelle 6).

Anders als in den entsprechenden Versuchen mit Farbstoffgelatine kann sich jetzt der Zug an den submikroskopischen Wasserfäden in die Farbstofflösung fortsetzen.

Tabelle 5. *Farbvordringen in wassergesättigten Wurzelstücken von Vicia faba aus Farbstofflösung.*
a 1 : 100; b) 1 : 1000.

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	10	10	0,41	0,005	zu Tabelle $2a_1$: —	2,46
a_2	10	20	0,48	0,008	zu Tabelle $2a_2$: —	1,44
a_3	10	30	0,54	0,008	zu Tabelle $2a_3$: —	1,08
a_4	10	40	0,59	0,009	zu Tabelle $2a_4$: —	0,88
a_5	10	50	0,61	0,007	zu Tabelle $2a_5$: —	0,73
a_6	10	60	0,63	0,009	zu Tabelle $2a_6$: —	0,63
b_1	10	10	0,24	0,013	zu Tabelle $2b_1$: —	1,44
b_2	10	20	0,27	0,011	zu Tabelle $2b_2$: —	0,81
b_3	10	30	0,30	0,008	zu Tabelle $2b_3$: —	0,60
b_4	10	40	0,33	0,010	zu Tabelle $2b_4$: —	0,50
b_5	10	50	0,35	0,013	zu Tabelle $2b_5$: —	0,42
b_6	10	60	0,37	0,009	zu Tabelle $2b$: —	0,37

Tabelle 6. *Farbvordringen in nicht wassergesättigten Wurzelstücken von Vicia faba aus Farbstofflösung 1 : 1000.*

n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
10	7	0,36	0,016	3,08
20	10	0,45	0,013	2,70
10	25	0,57	0,022	1,37

β) Farbvordringen in Nebenwurzeln.

Hülsbruch beschreibt, daß die Farbstoffausbreitung in Nebenwurzeln langsamer vor sich geht als in Hauptwurzeln. Sie errechnet für eine Färbezeit von 13 min eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 5,35 mm/Std. Dieser Wert liegt noch in der Größenordnung der freien Diffusion; er erscheint aber trotzdem zu hoch, da in den Zellulosemembranen mit einer stärkeren Verzögerung durch Farbstoffbindung gerechnet werden muß. Eigene Messungen sind in Tabelle 7 wiedergegeben. Sie zeigen, daß sich die Geschwindigkeiten durchaus mit denen in Hauptwurzeln vergleichen lassen. Organspezifische Geschwindigkeiten waren nicht nachzuweisen.

Tabelle 7. *Farbvordringen in wassergesättigten abgeschnittenen Nebenwurzeln von Vicia faba aus Farbstofflösung 1 : 1000.*

n	Zeit min	Strecke M mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
10	10	0,20	0,014		1,20
10	20	0,23	0,010	zu Tabelle $2b_1$: —	0,69

γ) Farbvordringen in Wurzeln transpirierender Sprosse.

Ob in der intakten Pflanze wenigstens ein Teil des von der Wurzel aufgenommenen Wassers den Weg über die Membranen der Wurzelrinde nimmt, ist aus HÜLSBRUCHs Versuchen nicht zu entnehmen.

In eigenen orientierenden Versuchen wurden je zwei gleichwertige Sprosse mit kräftiger, gleichmäßiger Wurzelbildung herausgesucht; ein Blatt war voll, das nächste halb entfaltet. Alle Wurzeln wurden bis auf zwei gleich lange Nebenwurzeln abgeschnitten, und die Schnittstellen erhielten eine Vaselineabdichtung. Von einem Sproß tauchte ich für 24 Std nur die Wurzeln, von dem anderen auch noch die Blätter unter Wasser, bevor die Wurzeln in Berberinsulfatlösung 1 : 1000 eingestellt wurden. Eine Wurzel kam nach 10, die andere nach 20 min zur Untersuchung. Es ergaben sich keine gesicherten Unterschiede zwischen Wurzeln transpirierender und nicht transpirierender Sprosse, obwohl ich wenigstens ein teilweises Einströmen über die Membranen bis zur Endodermis für wahrscheinlich gehalten hatte (Tabelle 8).

Tabelle 8. *Farbvordringen in Wurzeln nicht transpirierender (a) und transpirierender (b) Sprosse von Vicia faba aus Farbstofflösung 1 : 1000.*

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	10	10	0,18	0,012		1,08
b_1	10	10	0,19	0,015	zu a_1: —	1,14
a_2	10	20	0,24	0,015		0,72
b_2	10	20	0,25	0,014	zu a_2: —	0,75

Doch sind diese Experimente nur als Vorversuche zu werten. Sie wurden bewußt vorläufig nicht weitergeführt, da sie den Rahmen dieser Arbeit zu sehr ausgeweitet hätten.

c) Die Fehlerquellen HÜLSBRUCHs.

Man muß fragen, wieso diese Versuche, deren Methodik relativ einfach ist, so grundlegend andere Ergebnisse gezeitigt haben als die entsprechenden von HÜLSBRUCH. Beobachtungsfehler scheiden von vornherein aus, da sich die hellblaue Eigenfluoreszenz des Wurzelgewebes deutlich von der gelben Fluoreszenz des Berberinsulfats abhebt. Allerdings darf man nicht mit einem zu stark farbverändernden gelben Okularsperrfilter arbeiten. Es kommen also nur Unterschiede in der Präparation in Frage. Ich habe mich ohne Erfolg bemüht, den Fehler in meinen eigenen Versuchen zu entdecken und mußte ihn daher bei HÜLSBRUCH suchen.

In gewissen Fällen, in denen es sich bei mir um Nachlässigkeit in der Präparation handelte, wurden Bilder erhalten, die denen ähnelten, die HÜLSBRUCH beschreibt: der ganze Schnitt war vorzeitig durchgefärbt. Über mißlungene Versuche, deren Fehlschlagen selbstverschuldet ist, berichtet man sonst im allgemeinen nicht; in diesem Falle müssen sie aber erwähnt werden, da sie vermutlich die überraschenden Angaben HÜLSBRUCHs erklären.

Beim Arbeiten mit Farbstoff*lösung* genügt es nicht, die Wurzelstücke 4mal kurz in reines Wasser zu tauchen, bevor man die Schnitte anfertigt, wie es HÜLSBRUCH getan hat. Die Bindung des Berberinsulfats an der Zellulosewand ist nicht irreversibel; der Farbstoff kann wieder ausgewaschen werden. Das anhaftende Waschwasser löst also auch nach dem 4. Eintauchen aus den farbstoffbeladenen Zellwänden sichtbare Farbstoffmengen wieder heraus, die von der Rasierklinge über den ganzen Schnitt verteilt werden. Wir lesen bei HÜLSBRUCH nichts davon, daß sie die Wurzelstücke vor dem Anfertigen der Schnitte sorgfältig abgetrocknet hätte. Aber auch dies hilft nicht absolut. Ich legte daher außerdem noch die Wurzelstücke in Paraffinöl, bestrich die Finger, die beim Schneiden die Wurzel hielten, und die Klinge dick mit Paraffinöl, so daß die Führung des Schnittes praktisch unter Paraffinöl geschah. Dadurch wurde dieses über die Schnittfläche gezogen und ein Verschmieren der wäßrigen Lösung verhindert. Erst jetzt erhielt ich einwandfreie Färbebilder, die in den Tabellen ausgewertet sind. In unbedeutendem Ausmaß scheint aber auch in meinen Versuchen diese Fehlerquelle noch eine Rolle zu spielen.

Eine weitere, bestimmt nicht unwesentliche Feinheit in der Präparation betrifft die Dicke der Schnitte. Sehr dünne Schnitte, die sich beim Entlanggleiten an der Klinge deformieren, weisen häufig mehr oder weniger Farbstoffverschmierungen auf. Vermutlich wird bei der leichten Deformation durch Quetschung Flüssigkeit aus dem Gewebe frei und mit dem herausgewaschenen Farbstoff über den Gesamtschnitt verteilt. Besonders gefährlich ist dabei die Verwendung unscharfer Klingen. Man kann die Verschmierungen an zu dünnen Schnitten dadurch nachweisen, daß man von einer mit Farbstoff behandelten Wurzel abwechselnd dicke (etwa 0,4 mm) und dünne (unter 0,2 mm) Schnitte anfertigt und nebeneinander im UV-Licht vergleicht.

Warum HÜLSBRUCH bei den Nebenwurzeln wieder geringere Farbgeschwindigkeiten beobachtete, ist nicht leicht zu sagen und auch von sekundärer Bedeutung. Vielleicht liegt es daran, daß man bei den dünneren Nebenwurzeln unwillkürlich etwas dicker schneidet.

2. Die Farbstoffwanderung im Parenchym der Zwiebelschuppe von Allium cepa.

Es war wichtig, die Grundbeobachtungen auch an einem anderen leicht zu präparierenden Gewebe zu reproduzieren. Ich wählte dazu das Zwiebelschuppenparenchym von *Allium cepa*, an dem die Fragestellung sogar noch etwas erweitert werden konnte.

Folgende Versuchsgruppen wurden unterschieden: 1. Die Farbstoffwanderung in annähernd wassergesättigtem Gewebe; a) mit, b) ohne kutikuläre Transpiration. 2. Die Farbstoffwanderung in nicht wassergesättigtem Gewebe; a) mit, b) ohne kutikuläre Transpiration, wobei a) 2 Fälle verschiedener Untersättigung einschließt.

Die 3. Schuppe von außen wurde herausgelöst und in viereckige Stücke mit einer Seitenlänge von etwa 1,5 cm geschnitten. Die Gewebestücke der 1. Gruppe wurden nach Entfernung der Konkavepidermis 24 Std bei 20—21° C unter Wasser aufbewahrt und die der 2. Gruppe während der gleichen Zeit in einem Glaskasten, in dem eine relative Luftfeuchtigkeit von 95% gemessen wurde, teils auf feuchtes, teils auf trockenes Filtrierpapier gelegt. Das Gewebe wies danach keine Schrumpfung auf. Zur Verhinderung der Transpiration verstrich ich an allen Gewebestücken die senkrechten Seitenwände lückenlos mit Vaseline. Sollte die kutikuläre Transpiration ausgeschaltet werden, bekam außerdem noch die Kutikula der Konvexepidermis eine Vaselineschicht. Die Schnitte schwammen mit der Konkavseite auf der Farblösung.

Man sieht (Tabelle 9), daß im wassergesättigten, nicht transpirierenden Gewebe die Geschwindigkeit des Farbvordringens weit unter der in Gelatine liegt, und daß eine Beschleunigung der Ausbreitung sowohl durch Untersättigung des Gewebes bei Ausschaltung der Transpiration als auch im wassergesättigten Gewebe bei kutikulärer Transpiration zu erzielen ist. Beide Beschleunigungsfaktoren können sich addieren. Ein stärkerer Welkungsgrad verzögert wieder etwas — offenbar durch Entquellen der Membran — das Farbvordringen.

Oxypyrengelb verhielt sich grundsätzlich gleich wie Berberinsulfat. Sein Vordringen war aber entsprechend seinem geringeren Diffusionsvermögen im ganzen langsamer. Wegen der Ähnlichkeit der Fluoreszenzfarbe dieses Fluorochroms mit der Eigenfluoreszenz der Membran war es schwierig, die Farbstoffspitze exakt zu erfassen; es unterblieb daher die statistische Auswertung. — Wie sich auf Filtrierpapier zeigen läßt, ändert sich die Fluoreszenzfarbe des Oxypyrengelbs nach seiner Adsorption an der Zellulose von laubgrün nach bläulichgrün bis bläulichweiß; trotz seines Säurecharakters besitzt der Farbstoff eine gewisse Affinität zur Zellulose. Dieser Umschlag ist vor allem in stärkerer Verdünnung sehr deutlich. Gleichzeitig tritt eine mehr oder weniger starke

Tabelle 9. *Farbvordringen im Gewebe der Zwiebelschuppe aus Farbstofflösung 1 : 1000.* a wassergesättigt, nicht transpirierend; b wassergesättigt, transpirierend; c nicht wassergesättigt, nicht transpirierend; d nicht wassergesättigt, transpirierend; e stärkerer Welkungsgrad, transpirierend.

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	15	0,11	0,005		0,44
b	10	15	0,55	0,015	zu a: ++	2,20
c	10	15	0,49	0,013	zu a: ++	1,96
d	10	15	0,95	0,013	zu a: ++	3,80
e	10	15	0,72	0,010	zu d: ++	2,88
a	10	30	0,15	0,004		0,30
b	10	30	0,84	0,021	zu a: ++	1,68
c	10	30	0,71	0,006	zu a: ++	1,42
d	10	30	1,44	0,028	zu a: ++	2,88
e	10	30	1,06	0,012	zu d: ++	2,12
a	10	60	0,20	0,004		0,20
b	10	60	1,00	0,013	zu a: ++	1,00
c	10	60	0,81	0,008	zu a: ++	0,81
d	10	60	1,65	0,026	zu a: ++	1,65
e	10	60	1,33	0,015	zu d: ++	1,33

Fluoreszenzlöschung ein. Verschiedene Filtrierpapiersorten verhalten sich gegenüber dem Farbstoff unterschiedlich.

3. Die Farbstoffwanderung im Parenchym grüner Blätter.

Hülsbruch deutet an, daß sie es noch nicht für restlos bewiesen hält, daß die Farbstoffbewegung im Blattparenchym eine Lösungsströmung ist. Sie wirft ein, daß die Membranen junger Haare und die Kutikularleisten der Schließzellen das Berberinsulfat vielleicht nur auf Grund eines starken Speicherungsvermögens an sich ziehen, daß also die Färbungsbilder nichts über die Stärke und den Ort der kutikulären Transpiration aussagen. Eigene weiter zurückliegende Vorversuche haben tatsächlich ergeben, daß diese Membranorte durch ein erhöhtes Speicherungsvermögen gegenüber basischen Farbstoffen ausgezeichnet sind.

Infiltriert man Sprosse von *Helxine* oder junge Blättchen von *Galinsoga* mit Berberinsulfat 1 : 1000, dann leuchten im UV-Licht nach 20 min alle jene Orte bevorzugt auf, die auch den Farbstoff dann akkumulieren, wenn man ihn über das Leitbündel aufsteigen läßt; die Helligkeit ist allerdings geringer. Darüber hinaus fluoreszieren die toten Haarspitzen kräftig, die im Aufstiegversuch keine Sekundärfluoreszenz aufweisen.

a) Die Farbstoffeinwanderung in die Blatthaare von Galinsoga.

Das Speicherungsvermögen dieser Membranorte auch bei Ausschaltung der Transpiration beweist nichts gegen Strugger's Theorie, die nach

der Gesamtheit aller experimentellen Befunde beurteilt werden muß. Im Gegenteil, diese Speicherfähigkeit könnte gerade ein Ausdruck für eine Anhäufung von Transpirationsschlacken sein, die eine Affinität zu dem Farbstoff haben.

Es war aber doch wünschenswert, eine exakte Bestätigung zu haben, daß die jungen Haare Transpirationsorgane sind, weil damit zugleich die Frage nach dem Bewegungsmechanismus der Farbstoffausbreitung in den Blättern beantwortet würde. Da *Galinsoga parviflora* besonders rasche und kräftige Anfärbung der Blatthaare zeigt, wenn der Farbstoff mit dem Transpirationsstrom aufsteigt, wurde dieses Objekt gewählt. Haartragende Gewebestreifen aus den jüngsten Internodien des Sprosses oder aus den stärkeren Nerven junger Blätter erhielten von der Schnittfläche Farbstoff, und dessen Vordringen wurde mit und ohne Transpiration der haartragenden Oberfläche verfolgt. Das Abdecken geschah mittels Paraffinöl und Deckglas. Um beim Arbeiten mit Farblösungen zu verhindern, daß durch kapillare Kriechströmchen die Haare benetzt würden, wurde der Schnitt zunächst auf einen schmalen Damm eben erstarrender Gelatine aufgesetzt.

Wanderte der Farbstoff aus *Gelatine* in das Gewebe, dann dauerte es 30—60 min, bis der Farbstoff die Haarbasen erreichte, je nachdem wie dick die Gewebestreifen ausgefallen war; er brauchte nicht völlig wassergesättigt zu sein.

Etwa in der gleichen Größenordnung bewegte sich das Farbvordringen in wassergesättigtem Gewebe, wenn Farbstoff*lösung* geboten wurde und die Transpiration ausgeschaltet war. Diese Zeiten sind also ein Anhalt für die Diffusionsgeschwindigkeit des Farbstoffes im Gewebe.

Im *nicht*wassergesättigten Gewebe war dagegen schon nach 10 bis 20 min der Farbstoff aus einer Lösung an der Basis der Haare angelangt, auch wenn der gesamte Gewebestreifen sich völlig unter Paraffinöl befand.

Wenn in *wassergesättigten* Gewebestreifen das basale Parenchym abgedeckt war, die Haare aber transpirieren konnten, dann dauerte es ebenfalls weniger als 20 min, bis der Farbstoff in die Haare einzuwandern begann. Die Präparation war schwieriger als in den vorausgegangenen Experimenten; daher fielen die Schnitte ungleich dick aus, und die Zeiten, die der Farbstoff bis zur Erreichung der Haare brauchte, schwankten beträchtlich. Aus diesem Grunde wurde davon abgesehen, die Beschleunigung des Farbvordringens durch die Transpirationssaugung dadurch zu belegen, daß die Durchschnittsgeschwindigkeiten unter verschiedenen Bedingungen verglichen wurden.

Denselben Beweiswert hat die photographische Wiedergabe folgenden Versuchsergebnisses: Schnitte, die sonst wie oben vorbereitet waren, wurden zur Hälfte durch Deckglas und Paraffinöl abgedeckt, während

der übrige Teil frei transpirieren konnte. Die transpirierenden Haare färbten sich innerhalb 20 min intensiv an, während im abgedeckten Teil der Farbstoff in der gleichen Zeit erst die Haarbasen erreicht hatte.

Junge Haare der obersten Sproßregion und der Blätter fungieren also als Transpirationsorgane. Damit sind die STRUGGERschen Befunde mit anderer Methodik bestätigt worden, nur ist zu beachten, daß auch die Saugkraft der lebenden Zellen als beschleunigender Faktor der Haaranfärbung auftreten kann.

Abb. 2. Unterschiedliche Anfärbung transpirierender und nicht transpirierender Haare eines Gewebeschnittes von *Galinsoga parviflora* durch im Gewebe aufsteigende Berberinsulfatlösung 1 : 1000.

b) Die Farbstoffeinwanderung in die Kutikularleisten der Schließzellen.

α) Rhoeo discolor.

Auch für die Kutikularleisten gilt, daß Speicherungsaffinität *und* Ablagerung bei der Transpiration den Farbstoff anreichern können. Das Problem der Farbstoffanreicherung hat aber in diesem Fall noch eine andere Seite.

RENNER und KALLMEYER [KALLMEYER 1947; ref. Fiat Rev. of Germ. Sci. 52 I, 105 (1948)] fanden, daß die Kutikularleisten von Schließzellen, die durch Anwelkung der Pflanze geschlossen waren, den Farbstoff (Berberinsulfat, meist aber Oxypyrengelb) nicht oder nur sehr spärlich annahmen, während die Leisten geöffneter Spalten ihn in gewohnter Weise akkumulierten. Da sich der Chemismus der Kutikularleisten und die damit zusammenhängende Speicherfähigkeit nicht geändert hatten, denken die Autoren an eine Regulation der submikroskopischen Porenweite durch Entquellung oder Veränderung der Turgorspannung. Die geringere Speicherfähigkeit wäre demnach durch eine Verkleinerung der inneren Oberfläche bedingt.

RENNER und KALLMEYER boten den Farbstoff den angeschnittenen Leitbündeln am Sproß. Um nun jeden Verdacht auszuschließen, daß in dieser Versuchsanordnung die Gewebe unter den geschlossenen Spalten durch Aufhören der stomatären Transpiration mit weniger Farbstofflösung aus den Gefäßen versorgt worden waren, war es wünschenswert, den Befund mit einer ganz andersartigen Versuchsanstellung zu bestätigen. Die Spaltöffnungsweite hat man bei Flächenschnitten dieser Pflanze dadurch leicht in der Hand, daß man einen Teil der Schnitte über Nacht in 0,1 molare NaCl-Lösung legt. Die Beeinflussung der Plasmakolloide durch die Na-Ionen wirkt sich auf die

Tätigkeit der Amylase aus; vielleicht aktivieren auch die Cl-Ionen die Amylase direkt (BAMANN-MYRBÄCK 1941). Durch die Bildung osmotisch wirksamer Substanz öffnen sich die Schließzellen weit. Man kann also Schnitte mit geschlossenen und geöffneten Spalten gleichzeitig auf einer Farbstofflösung schwimmen lassen, wobei in beiden Fällen sowohl die Konzentration des Farbstoffes als auch dessen Abstand zur Epidermisoberfläche gleich sind.

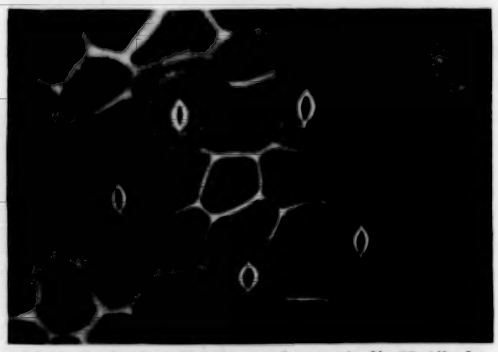

Abb. 3. Berberinsulfateinwanderung in die Kutikularleisten geöffneter Spalten von *Rhoeo discolor*. 18 min nach Versuchsbeginn.

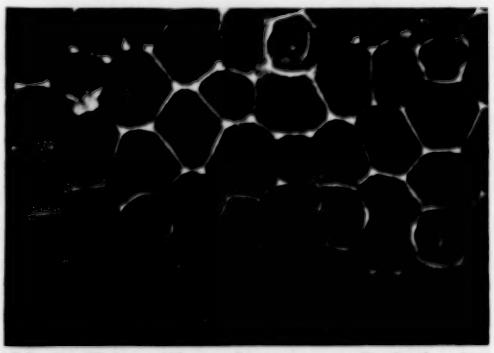

Abb. 4. Keine Einwanderung von Berberinsulfat in die Kutikularleisten geschlossener Spalten von *Rhoeo discolor*. 18 min nach Versuchsbeginn.

Bei geöffneten Spalten zogen zuerst (nach 2—3 min) die Kutikularleisten den Farbstoff (Berberinsulfat) an sich. Sie fluoreszierten schon kräftig gelb, wenn die Epidermisantiklinien noch völlig dunkel waren. Nach 4—6 min war die erste Sekundärfluoreszenz auch in in den Antiklinen festzustellen.

Bei geschlossenen Spalten war der Färbungsverlauf völlig anders: Zuerst (nach 4—5 min) färbten sich die Antiklinien der Epidermiszellen und erst nach weiteren 2—3 min nahm ein Teil der Kutikularleisten einen gelblichen Fluoreszenzschimmer an. Dieses Bild blieb etwa 5—10 min bestehen. Erst nach längerem Verweilen auf der Farblösung wurde das Leuchten der Kutikularleisten etwas kräftiger. Nie nahmen sie aber so viel Farbstoff auf wie die der weit geöffneten.

Auf eine statistische Auswertung der Ergebnisse wurde auch in diesen Versuchen verzichtet. Für die Charakterisierung der unterschiedlichen Farbstoffkapazität der Leisten im geöffneten und geschlossenen Zustand der Stomata eignen sich besser photographische Belege (Abb. 3 und 4).

Die Belichtungszeit betrug mit meiner optischen Ausrüstung 15 min, eine Zeit, in der die ersten charakteristischen Färbungsunterschiede

schon etwas verwischt waren. Die Aufnahmen sind daher so zustande gekommen, daß die Schnitte nach knapp 3 min Aufenthalt auf der Farblösung in Paraffinöl eingelegt und mit einem Deckglas bedeckt wurden, obwohl in beiden Parallelversuchen die Färbung noch nicht optimal war. In den ersten Minuten der Belichtung, in denen nunmehr die Transpiration unterbunden war, konnte sich das Fluoreszenzbild durch Diffusion des Farbstoffes noch verstärken und blieb auch genügend lange erhalten. Es muß dies erwähnt werden, da die Bilder dadurch gleichzeitig ein Beleg dafür sind, daß bei geschlossenen Spalten nicht nur die kutikuläre Transpiration herabgesetzt ist, sondern auch herandiffundierender Farbstoff in geringerer Menge aufgenommen wird.

Beide Schnitte waren praktisch wassergesättigt, denn die NaCl-Lösung wurde vor der Farbstoffgabe sorgfältig ausgewaschen. Damit entfällt in diesem Fall die Möglichkeit, daß Quellungsunterschiede in den Leisten die Verschiedenheit der Färbungsintensität bedingt hatten. In der Versuchsanstellung RENNERs und KALLMEYERs ist die Beteiligung der Quellung aber durchaus anzunehmen. In den vorliegenden Versuchen könnte die Veränderung der Turgorspannung allein schon die submikroskopischen Porenweiten beeinflußt haben.

β) Hydrocleis nymphoides.

Hydrocleis ist ein ausgezeichnetes Objekt zur Prüfung, von welchen Faktoren die Geschwindigkeit der Anfärbung der Kutikularleisten abhängt. Die Spaltöffnungen sind fast immer gleichmäßig geöffnet.

Aus der Spreite der Schwimmblätter wurden Vierecke geschnitten, die ich auf Farbstofflösung (Berberinsulfat 1 : 1000 und Oxypyrengelb 1 : 1000) schwimmen ließ. Durch Auflegen eines Deckglassplitters, den ich durch etwas erwärmte Gelatine anheftete, konnte ich leicht die Transpiration ausschalten. Völlig wassergesättigte und durch leichtes Antrocknen untersättigte Blattgewebe wurden verglichen.

Der Farbstoff wurde nicht durch die Hydropoten aufgenommen, sondern drang sehr rasch von allen Seiten in die angeschnittenen Gefäße ein. Dadurch war nach kurzer Zeit (4—5 min) das ganze Leitbündelnetz, auch in den abgedeckten Blattbezirken, annähernd gleichmäßig mit Farbstofflösung gefüllt.

Die Ergebnisse werden anschaulicher photographisch (Abb. 5) und in Form eines gekürzten Protokollauszuges als durch Tabellen dargestellt; denn auf diese Weise wird der Färbungsverlauf deutlicher wiedergegeben.

Protokollauszug: *wassergesättigte* Blattstücke.

Die in Klammern gesetzten Zeiten beziehen sich auf Berberinsulfat.

11^{50} Uhr. Blattstücke auf Oxypyrengelb-(Berberinsulfat-)Lösung gelegt. Ein Teil der Fläche durch Deckglassplitter abgedeckt.

11^{53} Uhr. Die von den Seiten her in den Gefäßen vordringende Farbstofflösung trifft in der Mitte zusammen.

11^{55} Uhr. Das ganze Nervennetz schimmert kräftig durch das Blattgewebe; Farbstoff hat Blattoberfläche noch nicht erreicht.

12^{00} (11^{56}) Uhr. An einzelnen Stellen beginnende Anfärbung der Kutikularleisten.

12^{06} Uhr. Dunkle und gefärbte Areale im Verhältnis 1 : 1; unter dem Deckglas Blattgewebe noch dunkel.

Abb. 5. Einwanderung von Oxypyrengelb 1 : 1000 in die Kutikularleisten von *Hydrocleis nymphoides* bei Ermöglichung der Transpiration; keine Einwanderung im abgedeckten Blatteil. Versuchszeit 30 min.

12^{15} (12^{05}) Uhr. Nicht abgedeckte Blattfläche fast durchgefärbt; unter dem Deckglas noch immer dunkel.

12^{25} (12^{10}) Uhr. Farbstoff erreicht unter dem Deckglas in Spuren gleichzeitig Kutikularleisten und Antiklinen.

12^{35} (12^{15}) Uhr. Kräftige Anfärbung der Kutikularleisten und Antiklinen unter dem Deckglas; Leuchtkraft etwas geringer als im nicht abgedeckten Teil.

12^{50} (12^{50}) Uhr. Färbungsbild unverändert.

Für *wasseruntersättigte* Blattstücke sei folgender Protokollauszug als typisch angeführt:

Die in Klammern gesetzten Zeiten beziehen sich wieder auf Berberinsulfat.

16^{15} Uhr. Blatt auf der Unterseite mit Filtrierpapier getrocknet und mit der Unterseite nach oben liegengelassen.

16^{30} Uhr. Viereckige Blattstücke ausgeschnitten und auf Oxypyren-(Berberinsulfat-)Lösung gelegt; ein Teil der Blattfläche durch Deckglas abgedeckt.

16^{32} Uhr. Nerven der gesamten Blattfläche durchgefärbt; Blattoberfläche noch dunkel.

16^{38} (16^{35}) Uhr. Erste Anfärbung der Kutikularleisten und Antiklinen über den Nerven; unter dem Deckglas Blattoberfläche ungefärbt.

16^{45} (16^{39}) Uhr. Areale zwischen den Nerven gut, aber nicht gleichmäßig durchgefärbt; unter dem Deckglas erste Anfärbung der Kutikularleisten und Antiklinen.

16^{50} (16^{42}) Uhr. Auch unter dem Deckglas alle Membranen durchgefärbt; Kutikularleisten besonders kräftig leuchtend.

Strugger (1939b) hat einen eleganten Nachweis der Kutikularporen beschrieben: Das aus den Poren austretende Berberinsulfat wird durch KCNS in stark fluoreszierenden Kristallen ausgefällt. Auch mit Oxypyrengelb läßt sich die Wegsamkeit dieser Poren gut demonstrieren. Blattstücke, die auf Oxypyrengelblösung schwimmen, werden teilweise mit flüssiger 10%iger Gelatine bestrichen. Dadurch wird die transpirierende Oberfläche um die Schichtdicke der Gelatine gehoben, die langsam eintrocknet. Nach dem Abheben der Gelatine kann man in ihr häufig noch das Muster der Stomata im Fluoreszenzlicht erkennen. Später verschwimmt die Fluoreszenz allerdings stark. Der Versuch gelingt nicht, wenn die Gelatine mit einem Deckglas bedeckt wird.

Aus den Versuchen ergibt sich eindeutig, daß die Kutikularleisten von *Hydrocleis* Transpirationsorgane sind. Aber auch hier vermag die Untersättigung des Gewebes den Farbstoff beschleunigt an die Oberfläche zu befördern, und speziell die Saugkraft der Schließzellen kann für seine Anreicherung in den Leisten sorgen.

Für den nun folgenden Teil der Arbeit ist es wichtig, zu betonen, daß in allen bisherigen Versuchen jede Beschleunigung der Farbstoffausbreitung an Wasserverschiebungen gebunden war.

III. Die Wanderung der Farbstoffe im Lumen der Zellen.

1. Die Farbstoffausbreitung in den Haaren von Cucurbita pepo.

Diese Versuche leiten schon zum eigentlichen Siebröhrenproblem über: einmal, weil bei ihnen der gleiche Farbstoff die Hauptrolle spielt, um den auch vorzugsweise die Diskussion im Problem der Assimilatleitung geht, zum anderen, weil sie Schumacher (1936) geradezu als Modellversuche für seine Vorstellung über die Fernleitung der Farbstoffe in den Siebröhren betrachtet.

a) Versuche mit Uranin.

Schumacher (1936) studierte als erster eingehend das Farbvordringen im Lumen der Haare von *Cucurbita pepo*. Seine Versuche sind leicht zu reproduzieren. Seine Deutung der Bewegung als eines diffusionsartigen Prozesses besteht zu Recht, wenn wir auch mit Schumacher erkennen müssen, daß uns die Feinheiten des Wanderungsvorganges noch manches Rätsel aufgeben. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist erheblich geringer als in 10%iger Gelatine.

Das Leuchten des Farbstoffes breitet sich ausschließlich in den plasmatischen Bestandteilen der Zelle aus; die Vakuole erscheint dunkel. Wandert aber der Farbstoff *nur* im Plasma? Darf man seine diffusionsartige Ausbreitung in den Haaren mit dem Mechanismus seiner vielfach schnelleren Bewegung in den Siebröhren in Zusammenhang bringen, nur weil er nach dem statischen Färbungsbild auch in ihnen im Plasma zu

wandern scheint? SCHUMACHER bejaht diese Fragen, aber schon BOTH (1937), CRAFTS (1938), vor allem ROUSCHAL (1942) und BAUER (1949) haben, durch Experimente gestützt, für die Siebröhren darauf hingewiesen, daß einer schließlichen Speicherung und Sichtbarwerdung des Farbstoffes sehr wohl eine Wanderung in der Vakuole vorausgehen kann. Könnte man ein entsprechendes Verhalten auch für die Haarzellen annehmen?

Wenn wir für die Farbstoffausbreitung die Diffusion zugrunde legen, ist die Frage, ob Plasma- *oder* Vakuolenwanderung, nicht mit der gleichen Schärfe zu stellen wie bei der Ausbreitung in den Siebröhren, wo die Beantwortung zugleich über zwei grundverschiedene Bewegungsmechanismen entscheidet. Diffusion ist in der Vakuole *und* im Plasma gleichzeitig möglich. Man sollte lieber sinnvoller fragen, wo sich die Hauptmenge des Farbstoffes vorwärts bewegt. Wenn nicht besondere Mechanismen existieren, die den Farbstoff auf seinem Diffusionsweg in das Plasma zwingen, dann müßte eigentlich der überwiegende Teil des Farbstoffes in der Vakuole vordringen, da sie das größere Volumen hat. Die Unsichtbarkeit in der Vakuole könnte sich zum Teil daraus erklären, daß die Fluoreszenzhelligkeit p_H-abhängig ist (DÖRING 1935).

Wenn SCHUMACHER argumentiert, daß bereits Plasmastränge deutlich aufleuchten, deren Dicke nur einen verschwindenden Bruchteil des Querschnittes der breiten Zellsafträume ausmacht, während der Zellsaft dunkel bleibt, so ist dieser Einwand nicht stichhaltig. Das Aufleuchten der dünnen Plasmastränge braucht doch nicht anzuzeigen, daß in diesen Bahnen der Farbstoff in der Konzentration wandert, welche die Fluoreszenz anzeigt, sondern kann darauf beruhen, daß er im Plasma gespeichert wurde. Die bemerkenswerte Unabhängigkeit der Farbstoffausbreitung von der Protoplasmaströmung wäre jedenfalls leichter zu erklären, wenn die Hauptmenge des Farbstoffes in der Vakuole wandern würde.

Ist der eben skizzierte Gedankengang richtig, dann bestände die Möglichkeit, durch Erzeugung von Saugkraftdifferenzen die Bewegung des Farbstoffes zu beschleunigen. Bei einer ausschließlichen Ausbreitung im Plasma wäre der Farbstoff durch Saugkräfte nicht beeinflußbar; denn man wird kaum annehmen, daß eine Zelle mit großem Zellsaftraum ihr Wasserdefizit auf dem Plasmaweg ausgleicht.

Die SCHUMACHERsche Versuchsanstellung wurde etwas modifiziert. Das Farbvordringen wurde in wassergesättigten und -ungesättigten Haaren messend verfolgt. Dabei durfte der Farbstoff nur in Lösung geboten werden.

Ließ ich Haare nach dem Abschneiden an der Luft trocknen, dann verringerten besonders die beiden untersten Haarzellen, die gerade über dem Sockel ansetzen, sehr leicht ihr Volumen und neigten zum

Kollabieren. War bereits eine Deformation dieser Zellen eingetreten, dann wurde die Farbstoffaufnahme erheblich verzögert. Offenbar hatten sich durch diesen groben Eingriff die Plasmagrenzschichten verdichtet, denn die Wiederherstellung des Turgors nach dem Einlegen in Wasser dauerte das Mehrfache an Zeit, die gereicht hatte, um das Wasser austreten zu lassen. Die Untersättigung der Haare mußte daher sehr schonend durchgeführt werden. Sie wurden nach dem Abschneiden und Abtupfen der Schnittfläche mit Filtrierpapier für 3 min senkrecht auf einen Objektträger gestellt; danach gab ich mit einer Kapillare an die Haarbasis etwas Uraninlösung 1 : 1000, die sofort zwischen Deckglas und Schnittfläche gesaugt wurde; nach einer weiteren Minute legte ich die Haare in Paraffinöl und bedeckte sie mit einem abgestützten Deckglas. Dann begann sofort die mikroskopische Beobachtung. — Die wassergesättigten Kontrollen wurden im feuchten Raum für 1 min in 1 Tröpfchen Farblösung gestellt und dann genau so weiterbehandelt.

In Tabelle 10 sind diese Versuche ausgewertet. Man sieht, daß sich die Beschleunigung fast nur auf die ersten Minuten der Versuchszeit bezieht, wenn der Farbstoff in die basalen Zellen einströmte, die einer Volumenerweiterung fähig waren.

Tabelle 10. *Farbvordringen im Haar von Cucurbita aus Uraninlösung 1 : 1000.*
a Wassergesättigt; b nicht wassergesättigt.

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	—	—	—	—		—
b	1	2	0,366	—		10,98
a	—	—	—	—		—
b	1	2	0,500	—		15,00
a	—	—	—	—		—
b	10	5	0,545	0,090		6,54
a	10	10	0,226	0,028		1,356
b	10	10	0,859	0,070	zu a: ++	5,154
a	10	15	0,373	0,030		1,492
b	10	15	0,997	0,043		3,988
a	10	20	0,457	0,027		1,371
b	10	20	1,050	0,041		3,150
a	10	30	0,599	0,044		1,198
b	10	30	1,175	0,058		2,350
a	10	40	0,713	0,043		1,068
b	10	40	1,252	0,075		1,878
a	10	50	0,826	0,050		0,990
b	10	50	1,301	0,071		1,561
a	10	60	0,865	0,073		0,865
b	10	60	1,342	0,063		1,342

Die statistische Sicherung der Differenz von a und b wurde daher nur für die erste gemeinsame Ablesung durchgeführt. Für die späteren Meßwerte, in denen sich der Abstand von a und b nicht mehr wesentlich änderte, sondern nur noch die Anfangsbeschleunigung von b ausdrückte, wäre eine Differenzsicherung für die Fragestellung wertlos gewesen. Dafür sind zur Verdeutlichung die Verhältnisse noch einmal graphisch wiedergegeben, da sich so besser darstellen läßt, daß die Spitzenzellen wegen der Inkrustierung ihrer Membranen an der Ent-

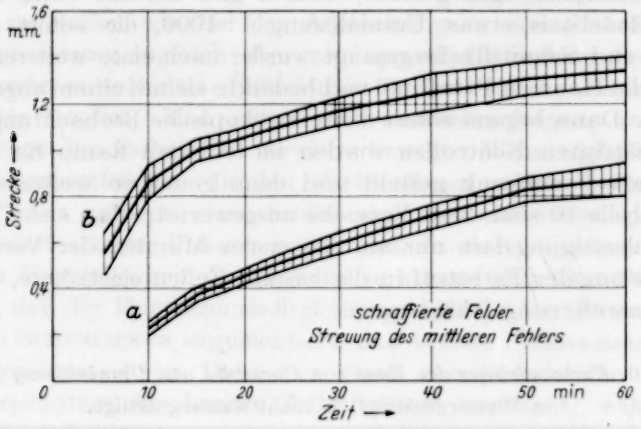

Abb. 6. Das Vordringen von Uranin 1 : 1000 in den Haaren von *Cucurbita pepo*. *a* Einfache Diffusion; *b* Beschleunigung durch Saugkräfte. Mittelwerte aus je 10 Einzelmessungen.

wicklung des Soges nicht merklich beteiligt sind: die Kurven laufen im 2. Teil fast parallel (Abb. 6).

Besonders wichtig ist die Feststellung, daß sich die *Färbebilder* in beiden Versuchsreihen nicht unterschieden; das Leuchten schritt jedesmal im Plasma vorwärts. Damit ist aber gezeigt, daß der Farbstoff auch dann nicht in der Vakuole optisch nachweisbar ist, wenn man annehmen muß, daß er den Weg über den Zellsaftraum genommen hat. Das Fluoreszenzbild täuscht in diesem Fall eine Plasmawanderung nur vor. Es ist demnach die Annahme berechtigt, daß sich die Hauptmenge des Farbstoffes auch bei reiner Diffusion primär hauptsächlich in der Vakuole bewegt.

b) Versuche mit Rhodamin B.

Es war in diesem Zusammenhang von Interesse, die Ergebnisse mit dem Ausbreitungsmodus eines Farbstoffes zu vergleichen, der ein anderes Speicherungsverhalten zeigt. Dafür eignete sich Rhodamin B. Der Farbstoff diffundierte etwas langsamer in Gelatine als Uranin, wurde aber fast ebenso leicht wie dieses von den Haarzellen aufgenommen und breitete sich in einem Konzentrationsgefälle entsprechend

einer Diffusion von Zelle zu Zelle aus. In einem künstlichen Saugkraftgefälle wurde Rhodamin B ebenfalls von der Lösung passiv von Zelle zu Zelle mitgenommen, wie die Beschleunigung des Farbvordringens anzeigt (Tabelle 11).

Tabelle 11. *Farbvordringen im Haar von Cucurbita aus Rhodamin B-Lösung 1 : 1000.* a Wassergesättigt; b nicht wassergesättigt.

	n	Zeit min	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	—	—	—	—		—
b	10	5	0,428	0,061		5,136
a	10	10	0,223	0,040		1,338
b	10	10	0,781	0,047	zu a: ++	4,686
a	10	15	0,318	0,036		1,272
b	10	15	0,891	0,055		3,564
a	10	20	0,409	0,041		1,227
b	10	20	0,972	0,047		2,916
a	10	30	0,517	0,056		1,034
b	10	30	1,040	0,041		2,080
a	10	40	0,594	0,075		0,891
b	10	40	1,112	0,039		1,668
a	10	50	0,631	0,085		0,756
b	10	50	1,149	0,039		1,379
a	10	60	0,650	0,085		0,650
b	10	60	1,196	0,046		1,196

Die Färbungsbilder unterschieden sich aber grundlegend von denen, die ich mit Uranin erhielt (Abb. 7 und 8). Da die Speicherungsaffinitäten zum Plasma gering sind, sah man, was für Uranin nur erschlossen wurde, daß sich der Farbstoff praktisch im ganzen Querschnitt der Zelle vorwärtsbewegte; d. h. die Hauptmenge wanderte in der Vakuole. Er trat meist ohne Verzögerung und gleichmäßig auf der ganzen Breite der Querwand in die Nachbarzellen über.

c) Störungen der diffusionsartigen Ausbreitung.

Wie Schumacher (1936, S. 516f.) beschreibt und ich bestätigen konnte, wird gelegentlich, besonders in den oberen Haarzellen, die kontinuierliche Wanderung des Uranins plötzlich unterbrochen und erst nach Minuten oder Stunden fortgesetzt. Er berichtet, daß zuweilen der Übertritt des Farbstoffes in die Nachbarzelle vorübergehend oder endgültig gesperrt wurde, obwohl seine Einwanderung in die vorderste gefärbte Zelle bis zur maximalen Leuchtkraft weitergehen konnte. In anderen Fällen blieb das sichtbare Konzentrationsgefälle des Farb-

stoffes bis zu 1 Std in der Zelle erhalten, ohne daß das Leuchten weiter vorwärtsschritt.

Ich möchte annehmen, daß hier durch zwei verschiedene Ursachen der Farbstoff zum Halten gebracht worden ist. Der 1. Fall scheint mit dem natürlichen physiologischen Gefälle im Haar zusammenzuhängen. Die Haare altern und sterben von der Spitze her ab; in gleichem Sinne nimmt auch die Eigenfluoreszenz der Membranen zu. Hier wurde offenbar die Farbstoffaufnahme seitens der Nachbarzelle

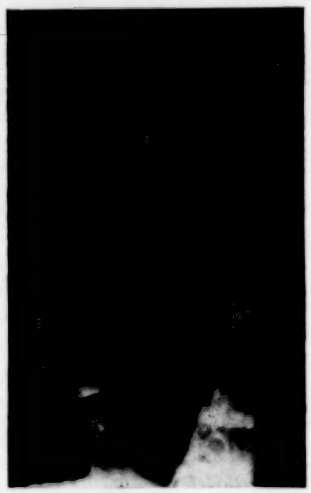

Abb. 7. Das Vordringen von Uranin 1 : 1000 im Haar von *Cucurbita pepo*; gefärbt ist nur das Plasma.

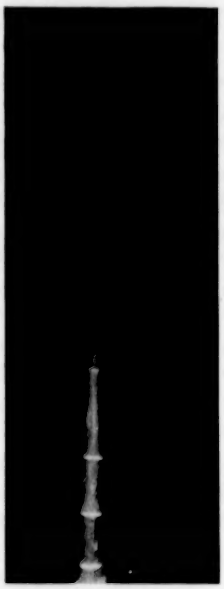

Abb. 8. Das Vordringen von Rhodamin B 1 : 1000 im Haar von *Cucurbita pepo*; gefärbt ist fast nur die Vakuole.

verweigert, während der Farbstoff in die letzte farbstofführende Zelle noch ungehindert einwandern konnte.

Für den 2. Fall glaube ich, Beobachtungsmaterial darlegen zu können, das zu einer Klärung beiträgt. Durch Wundreiz schlug häufig die 1.—3. Zelle in Schnittrandnähe in ihrem Speicherungsverhalten um. SCHUMACHER erwähnt den extremen Fall, daß im Augenblick des Absterbens einer plasmagefärbten Zelle sofort der gesamte Zellsaftraum auf Kosten des Plasmas zu leuchten begann. Dieses Verhalten war in meiner Versuchsanstellung durch Übergänge mit einem Zellzustand verbunden, in dem — wahrscheinlich durch einen schwachen Reiz — Vakuolen- und Plasmafärbung parallel gingen. Kurz nach dem ersten Aufleuchten der plasmatischen Bestandteile (der Kern färbte sich oft vor dem übrigen Plasma!) wurden auch die ersten diffusen Farbstoffmengen in der Vakuole sichtbar. Ob dieses Verhalten schon patho-

logisch genannt werden kann, ist fraglich, da im Hellfeld das Plasma eine normale Konfiguration und Strömung aufwies. In solchen Zellen nahm sowohl die Plasma- als auch die Vakuolenfärbung gleichmäßig zu, so daß man nicht sagen konnte, daß sich die Vakuole auf Kosten des Plasmas mit Farbstoff gefüllt hätte. Wenn gar 2 Zellen hintereinanderlagen, die eine sichtbare Speicherungstendenz in der Vakuole hatten, bestand neben dem gewohnten Färbungsgradienten im Plasma ein solcher in den Vakuolen beider Zellen. In späteren Stadien des Anfärbungsvorganges sah ich allerdings häufig, daß das Plasma nachträglich seinen Farbstoff weitgehend an die Vakuole verlor.

Diese Beobachtungen standen aber in einem kausalen Zusammenhang mit dem „regulativen Walten" der Zellen (SCHUMACHER), das über den Farbstoffübertritt in die Nachbarzelle entschied: Die Weiterwanderung war blockiert, wenn die letzte, vorletzte oder sogar noch weiter zurückliegende Zelle pötzlich die Tendenz zeigte, Farbstoff in der Vakuole zu speichern. Der plasmatische Färbungsgradient in der vordersten gefärbten Zelle blieb dabei bestehen. Da die oben angeführten Versuche den Schluß zulassen, daß auch normalerweise die Hauptmenge des Farbstoffes den Weg über die Vakuole nimmt, bietet dieses Verhalten nichts Geheimnisvolles. Die zunehmende Speichertendenz der zurückliegenden Zellen unterbrach zeitweilig den Farbstoffnachschub nach den vorderen Zellen, deren geringe Farbstoffmengen in der Vakuole, entsprechend dem Längsgradienten ihrer Konzentration, rasch vom Plasma gespeichert wurden. Gespeicherter Farbstoff ist aber nicht frei beweglich und gleicht das Konzentrationsgefälle nicht aus. Die Annahme einer polaren Plasmastruktur in der Einzelzelle erübrigt sich für die Deutung der Erscheinung.

Wahrscheinlich hat SCHUMACHER ähnlichen Komplikationen gegenübergestanden. Doch kann man unter Umständen mit einer Vielfalt der Mikrobedingungen rechnen, die sich bei leichten Differenzen in der Methodik offenbaren. Auf jeden Fall zeigen die Beobachtungen, in welcher Richtung wir einen solchen Sperrmechanismus suchen müssen.

2. Der Uranintransport in den Internodialzellen von Nitella.

Anhangsweise sei an dieser Stelle kurz auf eine Beobachtung an einem ganz andersartigen Objekt hingewiesen. Während beim Kürbishaar eine Beteiligung der Plasmaströmung am Farbstoff-Ferntransport nicht in Frage kommt, läßt sich eine solche in den Internodialzellen von *Nitella* spec. sehr schön beobachten.

Ich schnitt aus Langtrieben Stücke von 3 Internodien heraus und bot an einem Ende Uranin 1 : 1000 in 8%iger eben erstarrender Gelatine. Die Farbstoffausbreitung wurde unter dem Auflichtmikroskop im Blaulicht verfolgt, wobei die Zellen in Paraffinöl unter einem Deckglas lagen.

Nach etwa 5 min sah man gelb leuchtende Plasmaballen — zunächst nur in einem Strang — dem anderen Zellende zueilen und dort wieder umkehren. Durch Diffusion war der Farbstoff noch nicht aus der Zone, die von der Farbstoffgelatine überstrahlt wurde, hinausgewandert. Bald waren mehrere Plasmabahnen gefärbt. Nach 10—12 min hatte das Plasma der Nachbarzelle eine nachweisbare Farbstoffmenge übernommen und ließ sie ihrerseits kreisen. Nach weiteren 15—20 min fluoreszierten bereits geringe Mengen Farbstoff in der 3. Zelle.

Es ist aber nicht erlaubt, von dieser Beobachtung aus Rückschlüsse auf die Verhältnisse in den Siebröhren zu ziehen.

3. Die Farbstoffausbreitung in den Siebröhren.

Der 1. Teil der Untersuchungen hat nichts ergeben, was die Interpretation der Farbstoffausbreitung in den Siebröhren schon von vornherein in eine bestimmte Richtung wiese. Ihr Studium kann aber nur dann ein allgemeineres Interesse beanspruchen, wenn sie keinen Sonderfall der Stoffleitung darstellt, sondern der Kausalanalyse der Assimilatleitung dienstbar gemacht werden kann. SCHUMACHER (1947, S. 179) stellt fest, daß bisher keine Beobachtung dagegen spricht, „daß die Bewegung der Farbstoffe in den Siebröhren denselben Gesetzmäßigkeiten folgt, wie sie für den Transport der körpereigenen Substanzen gelten müssen". Bei Annahme einer Molekularbewegung könnte aber der Farbstoff doch *unabhängig* von einem Assimilatstrom wandern, während er nach der Massenströmungstheorie *gleichzeitig* transportiert werden müßte. Nur im 2. Falle wäre er demnach wirklich als Indikator zu betrachten.

Es galt also, Experimente zu finden, aus denen Schlußfolgerungen gezogen werden konnten a) über die Beziehungen zur gleichzeitigen Bewegung der Assimilate und b) über die Mechanik der Ausbreitung.

Als Maß für eine experimentelle Beeinflußbarkeit des Farbstoffvordringens kam in erster Linie die *Geschwindigkeit* in Frage. Nach SCHUMACHER schwankt die Farbstoffgeschwindigkeit zwischen 2 und 50 cm Std. Es mußte also besonderes Augenmerk auf die Gleichmäßigkeit des Materials, der Einzelheiten der Methodik und der sonstigen äußeren Bedingungen gelegt werden, damit die Schwankungen so klein blieben, daß die Durchschnittsgeschwindigkeiten unter gleichen Bedingungen reproduzierbar waren.

Erstens wurde daher nur mit abgeschnittenen Blättern gearbeitet; dadurch schaltete ich eine eventuelle beschleunigende Wirkung vom Verbrauchsort — im Sinne einer Saugung — aus.

Zweitens mußten die Blätter etwa gleich groß und gleich alt sein; allerdings durfte die Auswahl in dieser Hinsicht nicht gar zu eng ge-

troffen werden, da sehr viele Versuchsserien unter vergleichbaren Bedingungen gegenübergestellt werden mußten.

Drittens wurde stets nur die Ausbreitung im großen zentralen Leitbündel berücksichtigt. Die Farbstoffgabe erfolgte durch einen Einschnitt auf der Oberseite des Blattstiels 1 cm unterhalb der Spreite (bzw. an entspreiteten Blattstielen in der Stielmitte). Dadurch war die getrennte Beeinflussung der Spreite und der Wanderstrecke einwandfreier durchzuführen.

Als zweites wichtiges Maß für die Beeinflußbarkeit der Farbstoffausbreitung wurde seine *Richtung* gewählt, soweit mit der Richtungsänderung eine Farbstoffgeschwindigkeit verbunden war, die mit Sicherheit über der einfachen Diffusion lag.

Die statistische Sicherung der Ergebnisse läßt die gute Reproduzierbarkeit erkennen. Es muß aber hervorgehoben werden, daß das vorgelegte Zahlenmaterial keinen Eindruck vom Umfang der tatsächlich angestellten Versuche vermittelt. Die methodischen Darlegungen am Anfang dieses Abschnittes resultieren nicht etwa aus Überlegungen zu Beginn der Experimente, sondern sind die Frucht zahlreicher tastender Versuche, und die Bedeutung der einzelnen Faktoren wurde nach und nach erkannt und steigend berücksichtigt. Die Ergebnisse der einzelnen Versuchsserien lagen daher schon längere Zeit qualitativ so weit fest, daß sogar häufig die Größenordnung der zu erwartenden Werte bzw. die Richtung des wandernden Farbstoffes richtig vorausgesagt werden konnte. Erst dann wurden die quantitativen Serien, in denen alle früheren Erfahrungen ausgenutzt waren, gewissermaßen als Probe aufs Exempel durchgeführt.

a) Die Geschwindigkeit der Farbstoffwanderung.

α) Die Grundgeschwindigkeit.

Als Grundgeschwindigkeit, die häufig als Kontrolle diente, wurde willkürlich die Ausbreitungsgeschwindigkeit festgesetzt, die ermittelt wurde, wenn die Blätter frisch von den Topfpflanzen im Gewächshaus abgeschnitten, sofort in voll turgeszentem Zustand mit Farbstoff versehen und in einer feuchten abgedunkelten Kammer 3 Std bis zur mikroskopischen Untersuchung aufbewahrt wurden.

Tabelle 12 enthält außer dem Durchschnittswert einer großen Zahl von Kontrollversuchen die beiden in diesem Wert enthaltenen Serien, die am weitesten auseinanderliegen. Zwar sind zu verschiedenen Zeiten die Blätter auf größtmögliche Gleichmäßigkeit herausgesucht worden, aber wahrscheinlich hatte sich der subjektive Maßstab, nach welchem ausgewählt wurde, etwas verschoben; oder das Pflanzenmaterial reagierte jeweils etwas verschieden. Wesentlich aber ist, daß innerhalb einer Serie die Farbstoffgeschwindigkeit ziemlich gleichmäßig war.

Tabelle 12. *Farbvordringen in den Siebröhren der unbehandelten Blätter (Grundgeschwindigkeit).*

a Durchschnitt aller Serien; b und c die beiden am weitesten auseinanderliegenden Serien.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	100	3	35,2	3,0		14,1
b	10	3	40,0	3,5		16,0
c	10	3	30,5	1,8	zu b: +	12,2

Alle Geschwindigkeitsveränderungen wurden daher an der zugehörigen Kontrolle gemessen.

Die Geschwindigkeiten sind im Vergleich mit denen, die SCHUMACHER (1933, 1947) angegeben hat, ziemlich gering, liegen doch aber immer noch hoch genug, um jeden Verdacht auf eine einfache Diffusion auszuschalten[1].

β) Die Abhängigkeit vom Vorhandensein der Spreite.

Bereits früher (BAUER 1949) wurde festgestellt, daß in Blattstielen ohne Spreite die normale Farbstoffausbreitung gestört ist. SCHUMACHER (1950) fand unabhängig davon das gleiche. Dasselbe Verhalten zeigen auch isolierte Sproßstücke von *Impatiens Marianae* (BOTH 1937). Die interessante Tatsache, daß die Farbstoffwanderung nicht mehr einseitig gerichtet ist, soll uns erst weiter unten beschäftigen. Hier sei nur die Geschwindigkeitsänderung berücksichtigt.

Tabelle 13. *Farbvordringen in den Siebröhren isolierter Blattstiele ohne weitere Behandlung.*

a Nach dem unteren; b nach dem oberen Ende; c Kontrolle, vollständiges Blatt (Grundgeschwindigkeit).

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	7,8	1,5	3,1
b	10	3	7,3	1,5	2,9
c	10	3	39,2	3,6	15,7

Tabelle 13 zeigt, auch ohne daß die Differenz zur Kontrolle statistisch gesichert zu werden brauchte, daß die Wegnahme der Spreite einen stark verzögernden Einfluß auf das Fortbewegungsvermögen des Farbstoffes ausgeübt hat.

[1] Zur Berechnung der Durchschnittsgeschwindigkeit in diesen und allen folgenden Versuchen wurden von den Zeitwerten 30 min abgezogen, da der Farbstoff im allgemeinen diese Zeit benötigte, um bis zu den Siebröhren vorzudringen.

γ) Die Abhängigkeit vom Sättigungsgrad der Blätter.

Der Sättigungsgrad ist keine genau zu definierende Größe. Dazu kommt, daß sich die Untersättigung außer der Spreite auch dem Blattstiel mitteilt.

Es wurde nur folgende grobe Einteilung getroffen: a) Blätter, die vor Versuchsbeginn in Wasser bei 21,4° C eingelegt und nach dem Auftragen des Farbstoffes, der einen Vaselinemantel bekam, wieder vollständig unter Wasser getaucht wurden; b) Blätter, die vollturgeszent

Tabelle 14. *Farbvordringen in den Siebröhren von Blättern verschiedener Wassersättigung.*

a Aufgesättigt, Spreite unter Wasser; b turgeszent, transpirierend; c mäßig angewelkt; d sehr stark gewelkt.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	41,1	2,5		16,4
b	10	3	36,0	3,1	zu a: —	14,4
c	10	3	21,9	3,1	zu b: ++	8,8
d	10	3	1,9	0,6		0,8

waren, aber während des Versuches transpirierten; c) mäßig angewelkte Blätter mit deutlich erschlafften Spreiten, die 24 Std ohne Wasserversorgung im Laboratorium aufbewahrt worden waren; d) stark angewelkte Blätter mit schon ganz in sich zusammengefallenen Spreiten, welche die gleiche Vorbehandlung hatten wie die Blätter unter c). Der Welkungsgrad war während dieser Zeit sehr unterschiedlich; die am stärksten gewelkten Blätter wurden in Gruppe d zusammengefaßt.

Alle Versuche wurden gleichzeitig angesetzt.

Der Befund Schumachers, daß angewelkte Blätter noch sehr wohl den Farbstoff ableiten können, wurde bestätigt; seine Geschwindigkeit war jedoch geringer als im turgeszenten Blatt (Tabelle 14). Damit ist aber keine Entscheidung gegen die Massenströmungstheorie gefallen, wie weiter unten ausgeführt wird. In stark angewelkten Blättern war die Farbstoffwanderung im Blattstiel ganz sistiert, auch wenn der Stiel noch keine Schrumpfung erkennen ließ. Der voll wassergesättigte Zustand bietet die optimalen Bedingungen für die Farbstoffwanderung. Dabei bedeutet es keinen Nachteil, wenn sich das ganze Blatt unter Wasser befindet; der Unterschied zum transpirierenden Blatt ist aber nicht voll gesichert.

δ) Die Abhängigkeit von der Atmung.

Die Atmungsabhängigkeit der Stoffbewegung ist immer ein wichtiger Diskussionspunkt in der Auseinandersetzung um die Mechanik des Stofftransportes gewesen (Curtis 1929, Curtis und Herty 1936, Mason

und PHILLIS 1936, CURTIS und MASON, zit. nach HUBER 1936). Es wurde darin ein wichtiger Einwand gegen die MÜNCHsche Theorie gesehen.

Zunächst untersuchte ich die Ableitung des Farbstoffes in Stickstoffatmosphäre. Die Blätter wurden mit Farbstoff versehen und im verdunkelten Exsikkator evakuiert. Dann wurde Stickstoff über eine Kette von 3 Waschflaschen mit alkalischer Pyrogallollösung in den Exsikkator eingeleitet. Diesen Vorgang wiederholte ich 3mal und ließ danach die Blätter in N_2-Atmosphäre bei normalem Luftdruck 3 Std im Dunkeln.

Tabelle 15.

a Hemmung der Farbstoffausbreitung in Stickstoffatmosphäre; b Kontrolle.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	5,2	0,8	2,1
b	10	3	31,9	2,9	12,7

Die Ableitung war weitgehend zum Stillstand gekommen (Tabelle 15). Eine völlige Unterbindung hatte ich nicht erwartet, da nach den allgemeinen Erfahrungen beim Evakuieren von interzellularreichen Geweben die Interzellularenluft oft hartnäckig festgehalten wird. Es ist ausgeschlossen, daß eine Reizwirkung durch das 3malige Evakuieren für die Hemmung verantwortlich gewesen sein könnte. Ein Parallelversuch mit 10 Blättern, die genau die gleiche Zeit 3mal hintereinander evakuiert, aber stets wieder mit Luft versorgt wurden, schließt diese Möglichkeit aus.

Bei dieser Versuchsanstellung konnte man nicht zwischen einer Atmungshemmung der Spreite und des Blattstieles unterscheiden. Es wurde daher versucht, die Wanderbahn selbst von der Sauerstoffzufuhr abzuschließen.

Über den Einfluß örtlichen Sauerstoffentzugs auf die Assimilatleitung liegen bereits Angaben in der Literatur vor. Es wurde stets eine Hemmung gefunden. Die Ergebnisse sind aber recht problematisch. Es ist nämlich einerseits schwer, an der intakten Pflanze einen sicheren Sauerstoffentzug zu bewerkstelligen, andererseits kann es sehr leicht sein, daß die Unterbindung des Gasstoffwechsels nicht direkt, sondern indirekt die Hemmung verursacht hat. Außerdem ist der Einfluß einer Schädigung bei der Präparation schwer zu übersehen. Es brauchen noch nicht einmal die Siebröhren selbst geschädigt zu sein. Nach CRAFTS (1939) kann schon durch Verletzung der die Siebröhren umgebenden Parenchymzellen ein Leck in den Siebröhren entstehen. Es ist nicht notwendig, daß man dabei Blutungserscheinungen beobachtet.

Ich habe versucht, mir einen Eindruck von den Verhältnissen zu schaffen, indem ich unter den von MASON und PHILLIS (1936) angegebenen

Bedingungen die Hemmung der Uraninableitung in der Rinde von *Prunus avium* verfolgte. An der Hemmstelle war der Farbstoff nicht etwa in seiner Wanderbahn, den Siebröhren, stehengeblieben, sondern hatte sich über die übrige Rinde ausgebreitet. Leider konnte der Versuch nur 2mal, allerdings mit demselben Ergebnis, durchgeführt werden. Er kann nicht die Vorstellung einer direkten Beteiligung von Atmungsvorgängen am Stofftransport stützen.

Die Hauptversuche wurden an abgeschnittenen *Pelargonium*-Blättern angestellt. 1,5 cm unterhalb der Farbstoffstelle wurde bis zum Stielende das gesamte Gewebe um das mittlere Leitbündel herum sorgfältig abgetragen, so daß nur noch wenige Schichten Parenchymgewebe übrigblieben. Die Festigkeit des stehengebliebenen zentralen Zapfens wurde hauptsächlich durch den Holzteil bewirkt. Die so vorbereiteten Blattstiele hielt ich, um die Feuchtigkeitsverluste während der Präparation auszugleichen, für kurze Zeit in ausgekochtes Leitungswasser, trocknete sie rasch oberflächlich mit Filtrierpapier ab und stellte sie in ein Röhrchen mit Paraffinöl. Die genau so vorbereiteten Kontrollen standen in Leitungswasser. Da die Gasdiffusion in Paraffinöl sehr erschwert ist (vgl. BAUER 1952a), ist die Bedingung einer Atmungshemmung im Stielgewebe sicher gegeben. Tabelle 16 zeigt, daß der Farbstoff mit normaler Geschwindigkeit in das Leitbündel einwanderte, dessen Atmung gehemmt war. Eine Beeinflussung des Wanderungsvorganges des Farbstoffes durch Sauerstoffentzug muß also für *Pelargonium* abgelehnt werden. Das paßt auch zu den Befunden SCHUMACHERS (1933), daß Narkotica in relativ hohen Konzentrationen ohne Einfluß auf die Farbstoffableitung sind. Aus diesem Ergebnis muß geschlossen werden, daß die Hemmung des Farbstoffvordringens in N_2-Atmosphäre, der ja auch der Stiel ausgesetzt war, nur durch eine Unterbindung der Atmung in der *Spreite* verursacht war.

Tabelle 16. *Farbstoffausbreitung bei Hemmung der Sauerstoffzufuhr.* a Stielgewebe in Paraffinöl; b Stielgewebe in H_2O.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	33,4	5,1	13,4
b	10	3	35,3	3,2	14,1

Mit Vorbehalt wird unter diesem Abschnitt noch folgender Versuch angeführt. Die Spreiten wurden durch mehrere Nadelstiche porös gemacht und bei 21° C mit sauerstoffarmem Leitungswasser infiltriert. Nach 10 min Aufenthalt im Vakuum war die in Wasser gelöste Luft zum großen Teil entwichen, und auch die Gasblasenbildung an der Spreite hatte fast ganz aufgehört. Etwa noch am Glas oder unter der Spreite

sitzende Gasblasen wurden durch Schütteln entfernt. Da der Stiel bei diesem Vorgang aus dem Wasser herausgehoben war, wurden seine Interzellularen nicht mit infiltriert, sondern wieder mit Luft gefüllt. Anschließend wurden die Blätter mit Farbstoff versehen und für 3 Std in eine feuchte Kammer gebracht. Das nachträgliche Eindiffundieren von Luft in die Stomata war dadurch zwar nicht unterbunden, aber der Gasaustausch war doch wegen des erhöhten Diffusionswiderstandes stark behindert. Nach Tabelle 17 ist durch diese Behandlung die Farbstoffableitung im Blatt fast völlig gehemmt.

Tabelle 17.

a Hemmung der Farbstoffausbreitung nach Infiltration der Spreite mit H_2O; b Kontrolle, unbehandelt.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm M$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	20	3	4,7	0,7	1,9
b	10	3	33,1	2,8	13,2

Weiter unten zu besprechende Experimente legen den Gedanken nahe, daß in dieser Versuchsanordnung der Hemmungsmechanismus der Farbstoffableitung nicht in einer Atmungshemmung, sondern auf einem anderen Gebiet zu suchen ist. Gehemmt ist ja nicht nur die Sauerstoffzufuhr, sondern auch die CO_2-Ableitung. Eine rasche Ansäuerung des Blattgewebes muß die Folge sein. Dadurch wird aber der Kolloidzustand des Plasmas verändert.

BÜNNING (1942) setzt sich im Rahmen seiner Kausalanalyse der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen eingehend mit der Wirkung von Aziditätsschwankungen auf die Fermentaktivität auseinander. Er nimmt an, daß in der Hauptsache eine Änderung des Kolloidzustandes des Plasmas einen Wechsel von synthetisierender und abbauender Fähigkeit der Fermente herbeiführt. Eine Ansäuerung würde danach den Übergang der Fermente in einen die Synthese begünstigenden Zustand nach sich ziehen.

Für unsere Fragestellung ist die Tätigkeit der Fermente wichtig, die den Stärkeumsatz regeln. Früher schrieb man diese Funktion den Amylasen allein zu. Neuerdings sind weitere Fermente in den Vordergrund gerückt worden, wie die Phosphorylase (HANES 1940)[1] und das Q-Enzym (HAWORTH und Mitarbeiter 1944, PEAT und Mitarbeiter 1946)[1]. Sie würden demnach bei Ansäuerung die Stärkebildung begünstigen, *wodurch die Ableitung der Kohlenhydrate gehemmt würde.* Tatsächlich fand BÜNNING bei Behandlung mit CO_2 reichlich Stärkebildung; sie ist

[1] Zit. nach PAECH (1949).

nicht an Belichtung gebunden. SPOER und MILNER (zit. nach BÜNNING) stellten in Übereinstimmung damit fest, daß im CO_2-Strom der Stärkeabbau nur sehr schwach ist oder überhaupt nicht stattfindet.

ε) Die Abhängigkeit von der Temperatur.

Bereits durch die erste Arbeit SCHUMACHERS (1933) über die Wanderung des Kaliumfluoreszeins wissen wir, daß die Farbstoffausbreitung stark temperaturabhängig ist; entsprechendes gilt für die Wanderung der Assimilate. SCHUMACHER hat allerdings bewußt darauf verzichtet, genau zu bestimmen, wo die Temperaturwirkung angreift. Wir wissen daher noch nicht mit Sicherheit, ob der Bewegungsmotor oder die Wanderungsbahn temperaturempfindlich ist, oder ob es beide sind.

In den vorliegenden Versuchen wurde davon abgesehen, auch höhere als normale Zimmertemperaturen heranzuziehen, sondern es wurden Wärmegrade in der Nähe des Gefrierpunktes in ihrer Wirkung auf die Farbstoffleitung mit denen um $+20^0$ C verglichen.

αα) Kälteeinwirkung auf den Blattstiel. Die Versuche wurden in einer Apparatur durchgeführt, die auf S. 372 in Abb. 1 wiedergegeben ist. Der Einschnitt im Blattstiel, durch den der Farbstoff gegeben wurde, befand sich kurz über dem Kühler bzw. Glasrohr. Es ergab sich eine deutliche Hemmung der Farbstoffausbreitungsgeschwindigkeit. Sie war aber nicht absolut, sondern betrug nur 44% (Tabelle 18).

Tabelle 18. *Hemmung der Farbstoffausbreitung durch tiefe Temperaturen.* a Blattstiel gekühlt ($+2{,}0^0$ C); b Kontrolle ($+21^0$ C).

	n	Zeit Std	Strecke mm (M)	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std	Hemmung %
a	20	3	17,2	1,5	zu b: ++	6,9	44
b	20	3	30,5	1,6		12,2	

Sie verstärkte sich auch nicht, wenn die Blattstiele in Dewargefäßen während der gleichen Versuchszeit auf $+0{,}4^0$ C gekühlt wurden.

Wenn man Blattstiele ohne Spreite in der Mitte mit Farbstoff versah und in Schnee- oder Eiswasser bei $+0{,}4^0$ C 3 Std aufbewahrte, dann konnte man keine Wanderung feststellen, welche über die Diffusion hinausging.

Man könnte daran denken, daß mit dieser Kältehemmung die viel diskutierte Abhängigkeit der Stoffleitung von der Atmung zum Ausdruck käme. Aber da der Hemmungsgrad relativ gering ist, kann diese Interpretation nicht zutreffen. Man wird die Kältewirkung vielmehr auf kolloidchemischem Gebiet suchen müssen.

ββ) Kältewirkung auf die Blattspreite. Ich bot den Farbstoff wie üblich, schützte ihn aber zusätzlich durch eine Schicht Vaseline vor dem Verlaufen in Wasser. Dann wurden die Blattspreiten in Eiswasser getaucht, dessen Temperatur durch regelmäßige Zugabe von Eisstücken auf $+0{,}4^0$ C gehalten wurde. Die Farbstoffgelatine befand sich an der Wassergrenze. Die Blattstiele ragten aus dem Wasser heraus und waren durch Überstülpen mit einer Mikrovase voll Wasser vor dem Eintrocknen geschützt. Das Eiswasser war durch Ölpapier und Watte abgedeckt; 2 cm über der Wasseroberfläche befanden sich die Stiele bei einer Temperatur von $+19{,}5^0$ C.

In dieser Anordnung war die Farbstoffleitung im Blattstiel vollständig unterbunden. Die diffusionsartige Ausbreitung, die noch festgestellt wurde, beschränkte sich nicht auf das Phloem.

Tabelle 19. *Hemmung der Farbstoffausbreitung durch tiefe Temperaturen.* a Spreite 3 Std in Eiswasser ($+0{,}4^0$ C); b Kontrolle, Spreite 3 Std in Wasser von $+21^0$ C; c Spreite 6 Std in Eiswasser ($+0{,}4^0$ C); d Spreite 3 Std in Eiswasser, danach 3 Std in Wasser von $+21^0$ C.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	1,0	0,3		0,4
b	10	3	37,4	3,7		15,0
c	10	3	0,9	0,2		0,4
d	10	3	23,4	2,1	zu b: ++	9,4

Diese Temperaturwirkung war reversibel, wie aus Tabelle 19 hervorgeht. 40 gleichmäßige Blätter bekamen den Farbstoff in der üblichen Weise, 10 davon wurden mit der Spreite in Wasser von $+21{,}0^0$ C, die übrigen 30 in Eiswasser von $+0{,}4^0$ C getaucht. Nach 3 Std wurden die Wanderungsstrecken der warmen und von 10 der gekühlten Blätter untersucht. Gleichzeitig teilte ich die restlichen Blätter: 10 Stück wurden in Wasser von Zimmertemperatur gegeben, 10 Stück in Eiswasser belassen. Die etwas geringere Leitungsgeschwindigkeit nach der Kältebehandlung ist vielleicht einer Kältenachwirkung zuzuschreiben.

Die Hemmung der Farbstoffleitung war also bei Kühlung der Spreite viel nachhaltiger, als wenn man die Wanderbahn der gleichen Temperatur aussetzte. Das beweist, daß ein ganz anderer Prozeß lahmgelegt wurde. Die völlige Hemmung spricht dafür, daß in der Spreite der Motor der Stoffleitung, der gleichzeitig auch der Motor der Farbstoffleitung im Blattstiel ist, getroffen wurde. Wir werden dem Kälteeinfluß noch weiter unten begegnen.

ζ) Die Abhängigkeit von der Lagerzeit.

Nach SCHUMACHER (1950) wandert der Farbstoff noch mehrere Tage nach dem Abschneiden ebenso rasch in den Stiel ab wie zu Beginn; er

teilt aber keine Meßwerte mit. Er sieht darin ein Argument gegen die Massenströmungstheorie.

In diesem Zusammenhang weist er mit Recht darauf hin, daß nach einer gewissen Zeit eine Stauung der Assimilate im Blattstiel eintritt. Er glaubt, daß damit ein Wanderungsstillstand verbunden sein muß. Aber machen wir einmal die vereinfachende Annahme, daß sich die Assimilatstauung vorwiegend auf die Wanderbahn selbst bezieht, dann ist die Schwierigkeit, eine Ableitung des Farbstoffes über Tage hinaus zu verstehen, nach meiner Meinung nicht geringer, wenn wir annehmen, daß die Stoffleitung an plasmatischen Oberflächen erfolgt, als wenn wir uns eine Lösungsströmung vorstellen. Das Fluoreszein benutzt doch als körperfremder Stoff nicht spezifische Leitungsbahnen. Es müßte sich entlang Oberflächen bewegen, die normalerweise von körpereigenen Stoffen benutzt würden. Bei einer Assimilatstauung auf der plasmatischen Wanderbahn wären aber die Oberflächen im gesamten Stiel bereits besetzt, wenn der Farbstoff geboten würde. Man wäre höchstens zu der Annahme gezwungen, daß der Farbstoff auch in geringer Konzentration körpereigene Stoffe von der Oberfläche verdrängen könnte.

Wir dürfen aber wohl mit Sicherheit annehmen, daß der Blattstiel von *Pelargonium*, dessen hoher Stärkegehalt auf seinen Charakter als Speicherorgan hinweist, die Möglichkeit hat, durch Herausnahme der Zucker aus der Wanderbahn und Festlegung als unlösliche Kohlenhydrate regulativ der Konzentrationserhöhung entgegenzuwirken. Diese Feststellung gilt für beide Ausbreitungsmechanismen. Die Fortdauer der Farbstoffwanderung über längere Zeit ist also auch trotz Assimilatstauung verständlich — und zwar entgegen SCHUMACHERs Meinung auch bei Annahme einer Massenströmung!

Tabelle 20. *Farbvordringen in den Siebröhren von Blättern verschiedener Lagerzeit.* a Nach 1 Tag; b nach 2 Tagen; c nach 3 Tagen; d nach 4 Tagen; e Kontrolle, nach 3 Std.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	31,4	3,2	zu e: —	12,6
b	20	3	15,2	3,0	zu a: ++	6,1
c	10	3	26,8	3,6	zu b: +	10,7
d	10	3	42,7	3,4	zu c: ++	17,1
e	10	3	33,4	2,6		13,4

Als Lagerzeit wurde die Zeit verstanden, die vom Abschneiden bis zum Ansetzen des Versuches verstrich. Die Blätter wurden gleichzeitig geerntet, in Wasser eingestellt und in der abgedunkelten feuchten Kammer bei $+22{,}5^0$ C aufbewahrt. Man sieht (Tabelle 20), daß nach einem Aufenthalt von 1 Tag in der feuchten Kammer praktisch noch die

gleichen Strecken des Farbstoffes erzielt wurden wie in der Kontrolle. Bereits nach 2 Tagen wurden aber im gleichen Zeitraum erheblich geringere Strecken zurückgelegt. Nach 3, mehr noch nach 4 Tagen, wenn die Blätter bereits gelblich wurden, stieg die Wanderungsgeschwindigkeit wieder an und hatte im vorliegenden Fall sogar den Durchschnittswert der Kontrolle überschritten. Es ist sicher kein Zufall, daß das Wiederansteigen der Geschwindigkeit in vergilbenden Blättern mit dem Ingangkommen der Eiweißmobilisation zusammenfiel (vgl. SCHUMACHER 1930, 1933).

Es geht aus den Versuchen hervor, daß überhaupt *keine wesentliche Abhängigkeit* der Farbstoffgeschwindigkeit *von der Assimilatstauung* im Blattstiel besteht, wohl aber *von der Menge der aus der Spreite auswandernden Assimilate.*

Dieselbe Beziehung zwischen Eiweißmobilisation und Farbstoffgeschwindigkeit ergibt sich, wenn man die Blätter nicht in abgeschnittenem Zustand aufhebt, sondern die intakten Pflanzen tagelang verdunkelt und die gelblich werdenden Blätter erst zu Versuchsbeginn abschneidet (Tabelle 21). Je gelber die Blätter, desto größer die Farbstoffgeschwindigkeit!

Tabelle 21. *Farbvordringen in den Siebröhren von Blättern, die im Dunkeln an der Pflanze vergilbten.*

a Grünlichgelb; b ganz gelb.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3,5	34,8	1,1	11,6
b	10	3,5	51,0	2,4	17,0

η) Die Abhängigkeit von der Assimilation.

SCHUMACHER (1933, S. 714f.) berichtet von Versuchen, aus denen er eine Unbeeinflußbarkeit der Farbstoffwanderung durch die Belichtung ableitet. Er verdunkelte an einer Pflanze eines von zwei gleichwertigen Blättern und vergleicht die zurückgelegten Strecken des Farbstoffes. Da aber die Saugung am Verbrauchsort der Assimilate einen stark beschleunigenden Faktor der Stoffbewegung darstellt, der an der intakten Pflanze nicht ausgeschaltet ist, könnten dadurch die Unterschiede verwischt gewesen sein. Jedenfalls sagen die Versuche SCHUMACHERS nichts über eine Abhängigkeit der Farbstoffwanderung von der Assimilation aus. Da wir aber im vorigen Abschnitt schon einer direkten Abhängigkeit der Farbstoffleitung vom Assimilattransport begegnet sind, wurde die Frage erneut geprüft. Ganze Pflanzen von *Pelargonium* wurden 3 Tage verdunkelt, um der Kohlenhydratverarmung in den Blättern sicher zu sein. Dann wurden gleichwertige Blätter

abgeschnitten, mit Farbstoff versehen und entweder durch eine gekühlte 1000-Wattlampe mit 3000 Lux bestrahlt oder weiter verdunkelt. Die Dunkelkontrollen zeigten noch immer eine ansehnliche Farbstoffgeschwindigkeit; dies war nach obigen Erfahrungen (S. 406) auch zu erwarten. Dagegen wiesen die während der Zeit der Farbstoffwanderung belichteten Blätter eine Beschleunigung auf, die weit über der zufälligen Schwankungsbreite lag und die höchste mit abgeschnittenen Blättern erreichte Durchschnittsgeschwindigkeit darstellt (Tabelle 22).

Tabelle 22. *Abhängigkeit der Farbstoffausbreitung von der Assimilation.*
a Blätter der vorverdunkelten Pflanze belichtet; b Blätter weiter verdunkelt.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	20	3	50,6	3,2	zu b: ++	20,2
b	20	3	33,0	2,9		13,2

Es besteht demnach eine Abhängigkeit der Farbstoffleitung im Stiel von der Assimilation in der Spreite und damit von einer Einwanderung dieser Assimilate in die Siebröhren.

ϑ) Die Abhängigkeit von Zuckerfütterung.

Es mußte nach diesen Ergebnissen erwartet werden, daß die Farbstoffableitung auch nach Verabfolgung von Zucker bei Ausschaltung der Assimilation gefördert würde. Da aber bei Verdunklung am unbehandelten Blatt noch eine beträchtliche Geschwindigkeit des Farbstoffes gefunden wurde, war es ratsam, den Einfluß des gebotenen Zuckers an einer ausgesprochenen Hemmung des Farbstoffes zu messen. Auf S. 402 wurde dargelegt, daß eine Infiltration von Wasser in die Spreite die Farbstoffableitung im Blattstiel hemmt. Dafür könnte einerseits eine Atmungshemmung verantwortlich sein, andererseits wurde aber als wahrscheinlichere Ursache eine indirekte Wirkung auf die Assimilatableitung diskutiert. Von dieser Hemmung wurde ausgegangen und die Wirkung der Infiltration von Wasser und Zuckerlösung verglichen. Tatsächlich hebt Zuckerinfiltration die Hemmung der Farbstoffausbreitung weitgehend auf (Tabelle 23); isotonische KNO_3-Lösung ist ohne jede Förderung der Farbstoffableitung. Man darf wohl nach den bisher betrachteten Versuchen als sicher annehmen, daß auch die infiltrierten Zucker ihre Wirkung auf die Farbstoffableitung dadurch entfalten, daß sie in die Siebröhren selbst aufgenommen werden.

Wurde das Blatt durch den Stiel mit Wasser versorgt, dann drang der Farbstoff nur unbedeutend weiter vor, als wenn die Schnittfläche verstopft war. Auffallend war dagegen, daß die Rohrzuckerlösung

Tabelle 23. *Abhängigkeit der Farbstoffausbreitung von der Zuckerinfiltration.* a 0,2 mol Rohrzucker, Basis mit H_2O versorgt; b wie a, aber Basis mit Kakaobutter verstopft; c 0,2 mol Glucose; d 0,118 mol KNO_3; e und f 0,4 mol Glucose; g und h 0,6 mol Glucose; i und k 0,8 mol Glucose; l Kontrolle, Infiltration von H_2O.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	20	3	30,6	3,2		12,2
b	10	3	24,0	2,8	zu a: —	9,6
c	30	3	16,1	2,0	zu a: ++	6,4
d	10	3	2,9	0,3		1,2
e	10	3	2,2	0,4		0,9
f	10	14	28,0	3,3		2,1
g	10	3	0,7	0,2		0,3
h	10	14	27,0	3,0		2,0
i	10	3	0,6	0,1		0,2
k	10	14	23,0	3,2		1,7
l	20	3	4,7	0,8		1,9

wesentlich, fast um das Doppelte, stärker als äquimolare Glucoselösung wirkte. Das hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß Rohrzucker die Wanderform der Kohlenhydrate ist (ENGARD 1939, WILLAM 1945, WANNER 1952); dieser besteht aber aus 2 Molekülen Monosaccharid. Die Zuckermenge, die schließlich in die Siebröhren kommt, ist bei Glucoseinfiltration also nur etwa halb so groß wie bei Rohrzuckergabe. *Demnach ist die Wanderungsgeschwindigkeit des Farbstoffes direkt von der in die Siebröhren aufgenommenen Zuckermenge abhängig.*

Diese Tatsache kam nur klar zum Ausdruck, wenn der osmotische Sog, der durch die Zuckerinfiltration auf die Blattzellen wirkte, durch Isotonie der beiden Zucker gleich war. Infiltrierte ich dagegen konzentriertere Glucoselösungen, dann wanderte der Farbstoff schon bei 0,4 molarer Lösung nicht mehr schneller als die Kontrolle (Wasserinfiltration); 0,6 und 0,8 molare Lösungen verhinderten seine Ausbreitung innerhalb 3 Std völlig. Mit 0,6 mol wurde der Grenzplasmolysewert des Blattparenchyms überschritten. Allerdings hatte der Farbstoff auch in den hohen Konzentrationen nach 14 Std noch durchschnittlich 23—28 mm zurückgelegt. — In 14 Std wandert Uranin 1 : 1000 in Gelatine 12,7 mm; durch lebende Zellen hindurch ist die Geschwindigkeit des Farbvordringens aber noch geringer. Bestimmt man den Diffusionskoeffizienten C aus den Versuchen mit *Cucurbita*-Haaren nach $C = \frac{s^2}{t}$, dann errechnet man daraus für 14 Std eine Wanderungsstrecke von 4,1 mm. In jedem Fall war der Farbstoff im obigen Versuch also schneller, als einer Diffusion entsprechen würde.

Wäre bei der Infiltration von Leitungswasser die Hemmung der Sauerstoffversorgung der entscheidende Faktor gewesen, dann dürfte

die gleichzeitige Zuckerfütterung keinen wesentlichen Einfluß auf die Farbstoffableitung gehabt haben. Aus diesem Grunde ist ein Hemmungsmodus nach der Art, wie er auf S. 402 dargelegt ist, der wahrscheinlichere. Da nach KROSSING (1940) nur die Plastiden amylatisch wirksam sind, braucht der neu in die Lumina aufgenommene Zucker nicht auch in Stärke festgelegt zu werden, sondern kann größtenteils den Weg in die Siebröhren antreten.

ι) Aufhebung der zuckerinduzierten Förderung der Farbstoffableitung durch Phloridzin[1].

Geht man von den Befunden der klassischen Permeabilitätsforschung aus (vgl. HÖFLER 1932), dann muß die rasche Zuckeraufnahme befremden; Rohrzucker gilt als einer der am schwersten permeierenden Stoffe. Wir wissen aber heute, daß die Zucker im tierischen und pflanzlichen Organismus im wesentlichen aktiv über Phosphorylierungsvorgänge aufgenommen werden. Es war daher von Interesse, den Einfluß eines typischen Phosphorylierungsgiftes bei gleichzeitiger Zuckerfütterung auf die Farbstoffausbreitung im Blattstiel zu verfolgen.

Tabelle 24. *Einfluß von Phloridzin auf die Farbstoffausbreitung.*
a Infiltration von 0,2 mol Glucose + 0,005 mol Phloridzin; b Infiltration von 0,2 mol Glucose; c Kontrolle, Infiltration von H_2O.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	20	3	5,6	1,3	zu b: ++	2,2
b	20	3	15,4	1,1	zu c: ++	6,2
c	10	3	5,9	0,9		2,4

Im Tierversuch wird dazu vielfach Phloridzin verwendet (vgl. HÖBER 1947). An Pflanzen liegen Erfahrungen aus den Versuchen von STREET und LOWE (1950) über die Zuckeraufnahme durch Wurzeln vor.

Tatsächlich ergab sich eine deutliche Hemmung (Tabelle 24): Die Farbstoffausbreitung ist etwa gleich der bei Wasserinfiltration. *Hemmung der Zuckeraufnahme in der Spreite hemmt auch die Farbstoffausbreitung im Blattstiel.*

Rückblickend läßt sich sagen: Wie die Versuche auch variiert werden, immer ergibt sich eine direkte Abhängigkeit der Farbstoffgeschwindigkeit von der gleichzeitigen Leitung organischen Materials. Ob das Schwergewicht der Ableitung auf den Kohlenhydraten oder den Eiweißbausteinen liegt, ist gleichgültig. Die mannigfachen Befunde können

[1] Für Überlassung der Substanz bin ich der wissenschaftlichen Abteilung der Fa. E. Merck, Darmstadt, zu großem Dank verpflichtet.

nur unter der Voraussetzung zwanglos erklärt werden, daß in den ableitenden Siebröhren eine Lösung strömt. Sie sind schwerwiegende Indizien und haben eine erste wichtige Vorentscheidung zwischen den beiden Haupttheorien der Assimilatleitung gefällt.

$\varkappa$) Abhängigkeit von einem osmotischen Sog.

Wir haben in den vorausgegangenen Versuchen mehrfach eine Hemmung der Farbstoffausbreitung kennengelernt. Auch ihre Aufhebung wurde beschrieben; dabei ging die Wirkung von der *Spreite* aus.

Im folgenden seien Versuche mitgeteilt, in denen die Hemmung des Farbvordringens von der *Stielbasis* her aufgehoben wurde.

Das Absinken der Farbstoffgeschwindigkeit nach zweitägiger Lagerung und durch Wasserinfiltration wurde durch einen weiteren Fall ergänzt:

Die Farbstoffableitung war auffällig gering, als die Blätter während der großen Hitze- und Trockenperiode im Juli 1952 um die Mittagszeit von sonnigen Standorten im Garten geholt und bei Zimmertemperatur ($+26^0$) mit Farbstoff versehen wurden. Sicher waren unter diesen extremen klimatischen Bedingungen Assimilation und damit Assimilatableitung eingeschränkt, worauf ich aber hier nicht näher eingehen will.

Sollte das Plasma die Wanderbahn sein, könnte man der Ausbreitungshemmung des Farbstoffes wegen der Undurchsichtigkeit der kausalen Zusammenhänge experimentell kaum beikommen. Unter dem Gesichtswinkel der Massenströmung wäre aber die Hemmung der Farbstoffwanderung mit einer Verlangsamung der Lösungsströmung in der Vakuole identisch, und es müßte möglich sein, durch osmotische Saugung am Stielende die Lösung im Zellsaftraum wieder in Bewegung zu setzen.

Es war aber fraglich, ob ein Plasmolyticum über die Schnittfläche des Stielendes eine ausreichende osmotische Wirkung auf die Siebröhren ausüben könnte. Es wurde festgestellt, daß die Siebröhren in Schnittnähe kollabiert waren. Außerdem sieht man an Stiellängsschnitten von *Pelargonium*, daß sich ähnlich, wie es FISCHER (1885a) für eine Reihe von Pflanzen angegeben hat, färbbare Bestandteile der Siebröhrenvakuolen („slime body", vgl. ESAU 1939, 1950) gegen die Siebplatten in Richtung Schnittstelle verlagert haben. Ich möchte mit FISCHER annehmen, daß diese „Schlauchköpfe", wie er sie nennt, als provisorischer Verschluß der Siebplatten fungieren können. Dieser Verlagerung folgt meist nach 1—2 Tagen ein Kallusverschluß der äußersten Siebplatten. In weiter zurückliegenden Siebzellen ist die Verlagerung reversibel.

Es wurde deshalb am unteren Stielende auf einer Strecke von 2 cm das Gewebe über dem mittleren Leitbündel so weit entfernt, bis dieses

eben durchschimmerte. Es lagen dann immer noch etwa 3 Schichten Parenchymzellen über den obersten Siebröhrenzügen. Das Stielende wurde über ein einseitig zugeschmolzenes Glasröhrchen gesteckt, in welchem sich eine 0,4 molare Glucose- oder 0,2 molare KNO_3-Lösung befand. Dadurch war es möglich, mit einem relativ geringen Sog auf einer großen Oberfläche den Siebröhren doch erhebliche Mengen Flüssigkeit zu entziehen. Bei genügender Wegsamkeit mußte sich der osmotische Wasserentzug in eine Konvektionsströmung in den Siebröhren transformieren.

Tabelle 25. *Einfluß eines osmotischen Soges an der Stielbasis auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Farbstoffes.*

a Hemmung durch Klimafaktoren; b Beschleunigung von a durch 0,4 molare Glucoselösung; c Hemmung durch 2tägige Lagerung; d Beschleunigung von c durch 0,4 molare Glucoselösung; e Beschleunigung von c durch 0,25 molare KNO_3-Lösung; f Hemmung durch Infiltration der Spreite mit H_2O; g Beschleunigung von f durch 0,4 molare Rohrzuckerlösung.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a	10	3	5,2	1,2	2,1
b	10	3	33,8	1,7	13,5
c	20	3	16,2	2,5	6,5
d	10	3	34,6	3,2	13,8
e	10	3	37,4	2,9	15,0
f	20	3	4,7	0,7	1,9
g	10	3	29,0	4,2	11,6

Das Ergebnis war eindeutig (Tabelle 25). Die Hemmungen der Farbstoffableitung konnten völlig aufgehoben werden. Diesem Resultat, das durch weiter unten zu besprechende Versuche noch erweitert wird, kommt eine große Bedeutung zu (vgl. S. 416, Tabelle 26). Damit ist 1. die Anwesenheit des Farbstoffes in der Vakuole der Siebröhren mit anderer Methodik erneut bestätigt, sonst könnte er nicht auf einen osmotischen Sog reagieren; 2. ist die Längswegsamkeit der Siebröhren für Lösungen bewiesen; 3. ist in diesem Zusammenhang die Untersuchung der gefärbten Siebröhren im Längsschnitt wichtig: Das Färbebild ist nicht von dem gewohnten unterschieden, auf das SCHUMACHER (vgl. 1933, S. 696f.) seine Auffassung über die Plasmawanderung gegründet hat. Die Anwesenheit im Plasma beruht aber im vorliegenden Falle bestimmt auf sekundärer Speicherung. Der Einwand, daß durch den osmotischen Sog der Farbstoff über das Xylem oder das Membransystem des Phloems nach der Saugstelle gewandert sein könnte, läßt sich leicht widerlegen. Bereits das Querschnittsbild läßt für den geübten Beobachter die Möglichkeit nicht zu, daß die Farbstofflösung den Weg

über das Xylem genommen hat. Bei einer Xylemausbreitung beobachtet man immer eine diffuse Farbstoffverteilung, die außer einer Anfärbung im Phloem auch im Xylem stets noch Spuren Farbstoff erkennen läßt. Eine sichere Entscheidung brachten aber Versuche, bei denen statt Uranin Berberinsulfat verwendet wurde. Aus früheren Untersuchungen (BAUER 1949) war bekannt, daß dieser Farbstoff bei seiner Ausbreitung in den Siebröhren *nur* im Lumen zu finden ist und die Zellwände nicht anfärbt. Andererseits ist er aber ein ausgesprochener Membranfarbstoff, der bei seinem Vordringen in der Zellwand *stets* eine Spur hinterläßt. Er müßte also, falls er im Xylem oder im Membransystem nach der Saugstelle gewandert wäre, auch nachträglich doch noch anzutreffen sein. Er ist aber in diesen Versuchen *ausschließlich* im Lumen der Siebröhren anzutreffen (Längsschnittkontrolle).

Damit ist aber die zweite wichtige Entscheidung im Meinungsstreit um die Mechanik der Stoffleitung gefallen.

Die Schlußfolgerungen sind an die selbstverständliche Annahme gebunden, daß die Molekularbewegung des Farbstoffes in einem ruhenden Medium durch Saugkräfte unbeeinflußbar ist.

b) Die Richtung der Farbstoffwanderung.

BOTH (1937) war der erste, der versuchte, die Richtung der Fluoreszeinwanderung experimentell zu beeinflussen. Er fand in einem einfachen System, das nur aus 2 Blättern und einem dazwischenliegenden Sproßstück (von *Impatiens Marianae*) bestand, daß der Fluoreszeintransport stets vom wassergesättigten zum transpirierenden Blatt ging, also einem Turgorgefälle folgte, während in völlig entblätterten Stengeln keine Ausrichtung der Farbstoffwanderung festzustellen war. Er betont zwar ausdrücklich, daß er die Möglichkeit einer Wanderung im Xylem mit nachfolgender Speicherung im Phloem ausgeschaltet hat, aber bei der Nachuntersuchung mit *Impatiens Roylei* wurde stets die Farbstofflösung, die man nach BOTH dem einen Blatt auf der Unterseite mittels einer dünnen Schicht Watte verabfolgte, über das Membransystem dem Xylem zugeleitet. Die Querschnittsbilder, die in den verschiedensten Abschnitten der Wanderstrecke betrachtet wurden, zeigten den Farbstoff immer auch im Parenchym, das die Gefäße umgab, in geringen Mengen teilweise sogar in den Gefäßwänden; das Phloem war gleichmäßig, ohne besonders kräftiges Aufleuchten der Siebröhren, gefärbt. Ich kann daher die Versuchsanstellung nicht für beweisend ansehen.

α) Die Versuche ROUSCHALs zur Farbstoffumkehr.

Die ersten gelungenen Versuche zur Umkehr der Farbstoffausbreitung verdanken wir ROUSCHAL (1942). Er zwang den Farbstoff, in

Richtung einer durch konzentriertes Glycerin erschlafften Gewebestelle zu wandern.

SCHUMACHER (1950) hat den ROUSCHALschen Versuch in etwas abgeänderter Form an den Blattnerven von *Pelargonium* nachgemacht und bestätigt. Jedoch war der positive Ausfall an die Verwendung von konzentriertem Glycerin gebunden, während Rohrzuckerkonzentrationen, welche die Blattnerven schon zum Kollabieren brachten, und verdünnte, aber noch osmotisch hochwirksame Glycerinlösung die Versuche nie gelingen ließen. Er schließt daraus, daß nicht die osmotische Saugung, sondern eine schwere Reizwirkung des konzentrierten Glycerins die Wanderungsumkehr bewirkt hat. Diese Experimente SCHUMACHERs müssen weiter unten noch einmal im Zusammenhang betrachtet werden.

Zunächst war es notwendig, ein eigenes Urteil über die ROUSCHALschen Experimente zu gewinnen. Die Versuche an jungen Sprossen ließen sich gut reproduzieren. Ich muß jedoch aus anderen Gründen als SCHUMACHER Bedenken gegen die Auswertung vorbringen. ROUSCHAL injizierte konzentrierte Glycerinlösung in die Zentralhöhle des Sprosses (oder Blattstieles). Dies ist aber sicherlich kein rein osmotisches Experiment, sondern stellt durch Abtötung der betroffenen Zellen eine schwere Verwundung dar. Es mag sein, daß an der Strömungsumkehr ein osmotischer Sog mitbeteiligt war, doch hatte ich bei Wiederholung der Versuche den Eindruck, daß hauptsächlich eine Art Blutung den Farbstoffstrom gerichtet hat. Die Cucurbitaceen gehören zu den Pflanzen, bei denen die Siebröhren nach Verletzung ihren Inhalt nach außen pressen. Dieses Verhalten haben sie mit den Milchröhren gemein; ob es mit dem normalen Stofftransport etwas zu tun hat oder nur eine pathologische Erscheinung darstellt, ist noch umstritten (vgl. CRAFTS 1951).

Bereitete ich den Versuch zunächst in der gleichen Weise vor wie ROUSCHAL, gab aber kein Glycerin, sondern schnitt den Sproß an der entsprechenden Stelle durch, dann trat an der Wunde Siebröhrensaft aus; gleichzeitig wurde aber Farbstoff in Richtung der Wunde gezogen. Die Versuche gelangen in den späten Abendstunden, wenn mit abnehmender Temperatur die relative Luftfeuchtigkeit stieg, am besten.

Mit *Bryonia dioica* wurden die gleichen Versuche angestellt. Mit Sicherheit konnte man voraussagen, daß an einem nicht blühenden Sproß, von dem man einige Tage vorher die Spitzenknospe und sämtliche Seitenknospen entfernt hatte, Farbstoff von einem beliebigen Blatt seinen Weg sproßabwärts nahm. Wurde aber oberhalb des Blattes, das den Farbstoff erhalten hatte, am Sproß eine neue Schnittstelle geschaffen, dann lenkte der Farbstoff nach der Blutungsstelle ein. Durch wiederholte Erneuerung der Schnittfläche konnte der Blutungsvorgang

aufrechterhalten werden und so eine Beeinflussung der Wanderungsrichtung des Farbstoffes durch die Verwundung über eine Strecke von 55 cm erzielt werden.

Der Kritik SCHUMACHERS (1950, S. 627) bezüglich der Wahl des Objektes für derartige Versuche muß ich mich nachdrücklich anschließen. Die eben geschilderten sowie ROUSCHALS Experimente beweisen zunächst einmal nur, daß der Farbstoff sich auch im Zellsaftraum der Siebröhren befunden hatte, in den er durch den induzierten Blutungsvorgang mitgerissen wurde. Für unwahrscheinlich halte ich den möglichen Einwand, daß der Farbstoff durch einen Reiz über eine Strecke von 55 cm, den die Verletzung ausgelöst haben könnte, aus seiner plasmatischen Wanderbahn in die Vakuole übergetreten ist. Die Versuche sind somit nur eine Bestätigung der auf anderem Wege gewonnenen Ergebnisse (BAUER 1949), daß ein wesentlicher Teil des Farbstoffes sich in der Vakuole befindet.

β) Die willkürliche Beeinflussung der Richtung der Farbstoffwanderung.

Es galt zunächst, ein möglichst einfaches System zu finden, in dem keine unkontrollierbaren Einflüsse auf die Wanderbahn ausgeübt wurden. Ein solches stellt der isolierte Blattstiel von *Pelargonium* dar und in ihm besonders das mittlere Leitbündel. Es ist das größte im Blattstiel, zuweilen in 2 Bündel aufgespalten und so orientiert, daß das Phloem nach der morphologischen Oberseite des Stieles liegt. Alle Komplikationen, die durch einen Druck vom Bildungsort oder durch einen Sog vom Verbrauchsort der Assimilate gegeben sein könnten, sind durch Abschneiden von Sproß und Blattspreite ausgeschaltet. Über das Verhalten des Farbstoffes in solchen einfachen Systemen liegen erst spärliche Erfahrungen vor. Als erster hat BOTH (1937) gefunden, daß sich in blattlosen Stengelstücken von *Impatiens Marianae* der Farbstoff von der Einbringungsstelle aus nach beiden Seiten ausbreitet. Merkwürdigerweise hat er sich aber keine klare Vorstellung über die Ursachen dieses Verhaltens gebildet, obwohl man es nach den übrigen Befunden seiner Arbeit durchaus hätte erwarten können. BAUER (1949) und unabhängig davon SCHUMACHER (1950) haben schließlich die Befunde BOTHS auch für Blattstiele von *Pelargonium* bestätigt. Die Geschwindigkeit ist gering, aber noch höher als die Diffusion in Gelatine (Tabelle 13). BAUER hat die Erscheinung zunächst vorsichtig im Sinne der Massenströmungstheorie interpretiert. Auch wenn, wie oben auseinandergesetzt, die Siebröhren bei Verletzung rasch einen wirksamen Verschluß schaffen, der nicht nur dem Assimilat-, sondern sicher auch dem Wasseraustritt eine wirksame Sperre bietet, ist leicht einzusehen, daß sich durch den Anschnitt an beiden Stielenden wenigstens kurzfristig Turgor-

differenzen in den Siebröhren mit einem Maximum in der Stielmitte ausbilden müssen. Da die große Wegsamkeit der Siebröhren für Lösungen durch diese Arbeit erwiesen wurde, ist die Deutung der Erscheinung als Druckströmung die einzige, die keiner Hilfshypothese bedarf.

Wenn es überhaupt möglich ist, durch experimentelle Beeinflussung des Turgors bzw. der Saugkräfte die Wanderungsrichtung des Farbstoffes zu bestimmen, müssen die Versuche an solchen einfachen Systemen ausgeführt werden. Nach vielen tastenden Versuchen hat sich folgende einfache Versuchsanstellung bewährt, über die schon kurz berichtet wurde (BAUER 1952b). Mit Hilfe von Mikromessern, die man sich aus Rasierklingen herstellt, wird auf der Stieloberseite in der Mitte eine wenige Millimeter breite Vertiefung eingeschnitten, die bis knapp

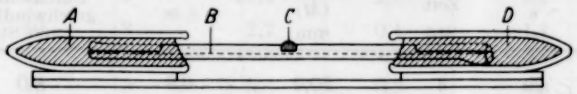

Abb. 9. Versuchsanordnung zur Beeinflussung der Wanderungsrichtung des Farbstoffes. *A* Wasser (bzw. Osmotikum); *B* zentrales Leitbündel; *C* Farbstoffgelatine; *D* Osmotikum (bzw. Wasser).

an das Phloem des mittleren Leitbündels reicht und zur Aufnahme einer 8%igen Farbstoffgelatine dient; an beiden Stielenden wird ebenfalls auf der Oberseite das Stielgewebe so weit entfernt, daß das mittlere Leitbündel eben durchschimmert. Über beide Stielenden werden einseitig zugeschmolzene Glasröhrchen gestülpt, die entweder Wasser oder osmotisch wirksame Lösung enthalten (Abb. 9).

In dieser Anordnung ist der MÜNCHsche Modellversuch direkt auf das Siebröhrensystem der Pflanze übertragen worden.

αα) Die Induzierung einer Saugströmung. ROUSCHAL und SCHUMACHER führten ihre Versuche zur „Polaritäts"umkehr mit Konzentrationen des Osmotikums durch, die in jedem Fall pathologische Verhältnisse schaffen. Ihr Beweiswert für die Normalbedingungen bleibt auch dann eingeschränkt, wenn wir mit ROUSCHAL an einer echten osmotischen Beeinflussung festhalten. Es wurden daher nur solche Konzentrationen geprüft, die noch nicht oder eben Granzplasmolyse der Parenchymzellen des Stieles hervorriefen; höhere Konzentrationen wurden höchstens zum Vergleich herangezogen. Der Grenzplasmolysewert der Siebröhren selbst war leider nicht zu bestimmen.

Eines der beiden Gläschen an den Enden wurde mit einer 0,4 molaren Zuckerlösung, das andere mit Wasser gefüllt. Nach Aufenthalt von 3 Std in einer feuchten Kammer wurde das Farbvordringen im mittleren Leitbündel an Querschnitten geprüft. Darüber gibt Tabelle 26 Auskunft. Der Farbstoff wanderte *ausschließlich* zur Saugstelle. Mit der Ausrichtung der Farbstoffwanderung ist auch eine Beschleunigung ver-

bunden (vgl. Tabelle 13, S. 398). Es ist gleichgültig, an welchem Ende des Stieles die Saugung ansetzt. Die Versuche gelangen auch, wenn ein Ende der präparierten Blattstiele 15 min der Transpiration ausgesetzt und anschließend in Paraffinöl gesteckt wurde, während sich das andere Ende in Wasser befand (Tabelle 26, b). Zur Kontrolle wurden beide Enden wassergesättigt und eines davon in Paraffinöl gegeben (Tabelle 26, c).

Tabelle 26. *Farbstoffbeschleunigung durch einen Saugstrom im isolierten Blattstiel.* a_1 Zuckerseite (0,4 mol Rohrzucker); a_2 Wasserseite; b_1 durch Transpiration untersättigte Seite in Paraffinöl; b_2 Wasserseite; c_1 wassergesättigte Seite in Paraffinöl; c_2 Wasserseite.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	20	3	20,0	0,9	8,0
a_2	20	3	2,7	0,2	1,1
b_1	10	3	15,2	0,9	6,1
b_2	10	3	3,6	0,5	1,4
c_1	10	3	3,8	0,3	1,5
c_2	10	3	3,5	0,2	1,4

Aus Tabelle 28 ist zu entnehmen, daß der Sog von 0,4 mol Rohrzucker den Farbstoff am stärksten beschleunigte. Diese Konzentration lag noch knapp *unter* dem grenzplasmolytischen Wert des Stielparenchyms. Dagegen war der Sog von 0,5 mol, der schon schwache Plasmolyse auslöste, weniger wirksam. Die Saugung mußte also offenbar innerhalb physiologischer Grenzen vor sich gehen. Die schwächeren Konzentrationen dieser Serie sollen erst im nächsten Abschnitt behandelt werden.

Damit ist erneut bewiesen, daß die Siebröhren in ihrer Längsrichtung für Farbstofflösungen hochgradig durchlässig sind.

Es sei ausdrücklich betont, daß sich auch in diesen Versuchen in Längsschnitten das gewohnte Färbebild zeigte.

ββ) Die Induzierung einer Druckströmung. Nach den eben mitgeteilten Erfahrungen *muß* eine einseitige Aufnahme von osmotisch wirksamer Substanz nach Wasseraufsaugung eine Flüssigkeitsbewegung in der Längsrichtung der Siebröhren, also eine Druckströmung im Gefolge haben. Die Deutung der Versuche auf S. 406—410 erfährt dadurch eine entscheidende Stütze.

Es war nun zu prüfen, ob auch durch das Phloem des Blattstieles Zucker aufgenommen und in diesem Sinne wirksam wird. Die eben beschriebene Versuchsanstellung ließ sich mit geringfügiger Modifikation für diese Fragestellung verwenden. Man bereitet den Blattstiel wie

Tabelle 27. *Farbstoffbeschleunigung durch einen Druckstrom im isolierten Blattstiel.* Zucker (bzw. KNO_3) nach Einwirkung über Nacht durch Wasser ersetzt. a_1 Ursprüngliche Zuckerseite (0,4 mol Rohrzucker); a_2 Wasserseite; b_1 wie a_1 (aber 0,3 mol); b_2 wie a_2; c_1 wie a_1 (aber 0,2 mol); c_2 wie a_2; d_1 wie a_1 (aber 0,1 mol); d_2 wie a_2; e_1 ursprüngliche KNO_3-Seite (0,236 mol); e_2 wie a_2.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	30	3	2,5	0,2	1,0
a_2	30	3	19,9	2,1	8,0
b_1	10	3	3,4	0,1	1,4
b_2	10	3	20,9	1,9	8,3
c_1	10	3	2,8	0,3	1,1
c_2	10	3	20,2	2,0	8,1
d_1	10	3	2,7	0,1	1,1
d_2	10	3	12,9	1,6	5,2
e_1	10	3	0,8	0,2	0,3
e_2	10	3	4,3	0,4	1,7

oben vor, nur gibt man anfangs noch keinen Farbstoff, sondern hält den Einschnitt durch einen Tropfen Wasser feucht. Die Lösung des Osmotikums läßt man über Nacht einwirken. Nach dieser Zeit ist vermutlich der osmotische Wasserentzug zum Stillstand gekommen. Nunmehr wird das Gläschen mit dem Osmotikum durch ein solches mit Leitungswasser ausgewechselt und in der Mitte der Wassertropfen durch Farbstoffgelatine ersetzt. Nach weiteren 3 Std wird die fluoreszenzmikroskopische Kontrolle des mittleren Leitbündels durchgeführt (Tabelle 27). *Der Farbstoff ist in allen Fällen von der ursprünglich saugenden Seite weggewandert.* Die Geschwindigkeiten sind etwa so groß wie bei der Saugströmung, wenn *Zucker* verwendet wird. Dagegen ist die einseitige Farbstoffwanderung bei Verwendung von KNO_3 nur unbedeutend.

Auch in diesen Versuchen ist es gleichgültig, an welchem Stielende man den Zucker bzw. das KNO_3 einwirken läßt.

Tabelle 28 wurde bisher nur zum Teil ausgewertet. Sie enthält Versuche, in denen die Wirkung abgestufter Rohrzuckerkonzentrationen auf das einseitige Farbvordringen in den Siebröhren innerhalb der Versuchszeit von 3 Std geprüft wurde. 0,5 und 0,4 molare Lösungen ergaben eine reine Saugströmung nach einer Richtung. Bei 0,3 mol war aber ein deutliches *Umschlagen des Wanderungsverhaltens* des Farbstoffes festzustellen: Nach beiden Stielenden war eine mäßige Ausbreitung zu verzeichnen. In den meisten Fällen war eindeutig zu entscheiden, daß das Vordringen nach beiden Seiten *nicht* in den gleichen Siebröhren stattfand. Ließ man den Zucker bei dieser Konzentration 3 Std *vor* Farbstoffgabe einwirken und wechselte beim Auftragen der Uraningelatine das Zuckergläschen *nicht* durch ein solches mit Wasser aus,

Tabelle 28. *Farbstoffausbreitung im isolierten Blattstiel in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration.*

a_1 Zuckerseite (0,5 mol Rohrzucker); a_2 Wasserseite; b_1 wie a_1, aber 0,4 mol; b_2 wie a_2; c_1 wie a_1, aber 0,3 mol; c_2 wie a_2; d_1 wie a_1, aber 0,2 mol; d_2 wie a_2; e_1 wie a_1 aber 0,1 mol; e_2 wie a_2.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	10	3	9,3	0,2		3,7
a_2	10	3	2,3	0,1	zu a_1: ++	0,9
b_1	10	3	18,8	1,3		7,5
b_2	10	3	2,9	0,2		1,2
c_1	10	3	6,4	0,9		2,6
c_2	10	3	7,6	0,5		3,0
d_1	10	3	3,3	0,7		1,3
d_2	10	3	8,6	0,6	zu d_1: ++	3,4
e_1	10	3	2,4	0,3		1,0
e_2	10	3	9,6	0,7	zu e_1: ++	3,8

dann wanderte der Farbstoff ebenfalls eindeutig vom Zucker weg. Bei 0,1 und 0,2 molarer Rohrzuckerlösung war diese 3stündige Vorbehandlung nicht nötig; der Farbstoff lief dann gleich von Versuchsbeginn an nach der Wasserseite.

Der Zucker ist also nicht durch Diffusion in die Siebröhren gelangt, sondern hat sich aktiv in ihnen angereichert.

Das geringe Vermögen von KNO_3, eine Druckströmung zu erzeugen, hängt zweifellos damit zusammen, daß das anorganische Salz nicht in gleicher Weise angereichert werden kann. Der schwache Effekt wird ausreichend durch die vorherige Verlagerung der osmotisch wirksamen Substanz erklärt.

γγ) Die Temperaturempfindlichkeit des Umkehrexperimentes. Im 1. Teil der Farbstoffversuche wurde eine starke Hemmung der Farbstoffgeschwindigkeit durch niedrige Temperaturen festgestellt. Es interessierte daher, wie weit die Experimente am isolierten Blattstiel auch temperaturempfindlich sind. Die Versuche wurden im Kühlschrank bei $+4^0$ C durchgeführt (Tabelle 29).

Sowohl Druck- als auch Saugstrom waren durch niedrige Temperaturen gehemmt. Aber auch die Diffusion nach der jeweils entgegengesetzten Seite war geringer, wenn auch bei diesen kleinen Ausbreitungsstrecken eine statistische Sicherung nicht immer möglich war. Vor allem die Hemmung des Saugstromes, dem ja keine Zuckeraufnahme vorausgehen muß, zeigt sehr deutlich, daß mit der Kältehemmung nicht nur die vitale Komponente der Stoffleitung getroffen ist, sondern eine

Tabelle 29. *Temperaturempfindlichkeit der Saug- und Druckströme im isolierten Blattstiel.*

Saugstrom: a_1 und a_2 wie Tabelle 26 (a_1 und a_2), aber bei $+4^0$ C; b_1 und b_2 wie a_1 und a_2, aber bei $+21^0$ C. Druckstrom: c_1 und c_2 wie Tabelle 27 (a_1 und a_2), aber bei $+4^0$ C; d_1 und d_2 wie c_1 und c_2, aber bei $+21^0$ C.

	n	Zeit Std	Strecke (M) mm	$\pm m$	Sicherung der Mittelwertsdifferenz	Durchschnittsgeschwindigkeit mm/Std
a_1	10	3	2,5	0,7		1,0
a_2	10	3	1,5	0,5	zu b_2: —	0,6
b_1	10	3	19,1	1,7		7,6
b_2	10	3	3,0	0,9		1,2
c_1	10	3	1,5	0,3	zu d_1: +	0,6
c_2	10	3	4,3	0,5		1,7
d_1	10	3	2,3	0,1		0,9
d_2	10	3	25,6	2,5		10,2

physikochemische Beeinflussung der Wanderbahn selbst stattgefunden hat, die sich auf die Wegsamkeit auswirkt.

Diese Versuche bestätigen somit die Befunde an ganzen Blättern (S. 403).

γ) Die Farbstoffausbreitung in farblosen und panaschierten Blättern.

Bei den weißbunten Pelargonien treten neben Blättern, die verschieden große grüne und weiße Bezirke haben, auch solche auf, die nur farblose Plastiden besitzen.

Bot ich den Farbstoff nicht abgeschnittenen völlig weißen Blättern an einer beliebigen Stelle des Blattstieles, dann wanderte er in den Siebröhren *ausschließlich* nach der Spreite. Eine Verwechslung mit dem Xylemtransport ist nach dem Querschnittsbild ausgeschlossen. Außerdem standen die Pflanzen tagelang vorher unter einer feuchten Glocke und auch während des Versuches war die Transpiration ausgeschaltet. Es wurden insgesamt 17 farblose Blätter untersucht. Die Geschwindigkeiten schwankten aber so stark, daß keine vernünftigen Mittelwerte gebildet werden konnten. Allgemein kann gesagt werden, daß sie in jüngeren Blättern größer waren als in älteren. Wichtiger erscheint mir die Tatsache, daß die *Richtung* der Farbstoffwanderung immer eindeutig war. In ihr kommt ebenfalls eine Abhängigkeit der Farbstoffausbreitung vom Transport der Assimilate zum Ausdruck, da ja die farblose Spreite von den grünen Blättern ernährt werden muß.

Interessant waren die Versuche mit panaschierten Blättern, deren farblose Bezirke sich bis zum Stielansatz ausdehnten. Sie zeigten im Blattstiel einen aufwärts und abwärts gerichteten Farbstofftransport, der meist nach Leitbündeln getrennt war, aber in 6 von 30 Fällen auch

innerhalb eines Leitbündels bestand. Die Siebröhren, in denen sich die Farbstoffe blattstielabwärts bewegten, ließen sich rückwärts bis in die grünen Blattflächen verfolgen, während diejenigen, in denen er aufwärts wanderte, in den farblosen Bezirken der Spreite ihre Endverzweigungen hatten.

Unter der (nunmehr wohl gesicherten) Voraussetzung, daß die Farbstoffausbreitung ein direkter Indikator des Assimilattransportes ist, geht aus den Befunden hervor, daß die farblosen Bezirke nicht von den grünen Teilen der eigenen Spreite ernährt wurden.

IV. Beeinflussung der Assimilatleitung durch tiefe Temperaturen.

Die Experimente mit Farbstoffen wurden durch eine Versuchsserie ergänzt, in der die Abhängigkeit der Assimilatleitung von niederen Temperaturen erneut überprüft wurde, da hierüber in der Literatur die Meinungen zum Teil diametral auseinandergehen. CURTIS und HERTY (1936) untersuchten die Ableitung der Assimilate aus Blättern mit gekühlten Stielen. Sie fanden besonders bei Temperaturen unter + 4,5° C eine stark hemmende Wirkung, doch war die Ableitung nicht völlig unterbunden. Dieser Befund steht durchaus in Einklang mit den Ergebnissen über die Temperaturempfindlichkeit der Farbstoffleitung. Demgegenüber schließen WENT und Mitarbeiter (WENT 1944, WENT und ENGELSBERG 1946, WENT und HULL 1949) aus ihren Untersuchungen, daß gerade umgekehrt bei höheren Temperaturen (bis + 26° C) die Assimilatleitung geringer ist als bei niedrigen (+ 1 bis + 8° C). Es ist jedoch fraglich, ob die Bezugsgrößen richtig gewählt waren, bzw. ob komplexe Erscheinungen richtig gedeutet worden sind. Besonders die jüngste Arbeit dieses Kreises (WENT und HULL 1949) mußte hier interessieren, weil die Autoren lokal die Leitungsbahnen kühlten, so daß sich eine Vergleichsmöglichkeit mit den Farbstoffversuchen (S. 403) und den Befunden von CURTIS und HERTY ergab.

Sie arbeiteten mit jungen Tomatenpflanzen, deren Spitzen sie abschnitten, so daß aus den Schnittflächen Blutungssaft, verursacht durch den Wurzeldruck, heraustrat. Die Blutungsrate war abhängig vom Zuckernachschub aus den Blättern. Wurden nun die Sprosse unterkühlt, dann stieg mit fallender Temperatur die Zahl der oben aus der Schnittfläche austretenden Tropfen. Sie schließen hieraus, daß bei niedrigen Temperaturen der Zuckertransport in die Wurzeln größer ist als bei höheren. Die Arbeit hat bereits eine Kritik erfahren. CRAFTS (1951) weist unter anderem darauf hin, daß eine Erklärung dieser Experimente genau so gut mit dem Gasstoffwechsel wie mit dem Zuckerstoffwechsel gegeben werden kann. Die Sauerstoffabhängigkeit des Wurzeldruckes ist bekannt (GESSNER 1941). Das O_2-Defizit, das durch eine lebhafte Wurzeltätigkeit verursacht wird, löst einen beträchtlichen

O_2-Transport vom grünen Teil der Pflanzen durch das Interzellularensystem in die Wurzel aus. Unter den Versuchsbedingungen WENTS und HULLS setzt die Atmung der warmen Sprosse CO_2 in Freiheit, das mit nach unten zu den Wurzeln genommen wird, während in den unterkühlten Sprossen die Atmung reduziert ist. Dadurch ist die O_2-Versorgung der Wurzeln besser und die Blutungsrate größer.

Es kam nun in meinen Versuchen darauf an, eine einwandfreie Bezugsgröße zu finden. Als solche kam nur das Trockengewicht der neugebildeten Wurzeln in Frage, da diese Größe wirklich diejenige Menge an Assimilaten widerspiegelt, die durch die zu vergleichenden Sproßabschnitte gewandert waren. Als Objekte dienten junge Pflanzen von *Helianthus annuus*, deren Hypokotyle beim Ankeimen im warmen Gewächshaus bis über 10 cm lang werden. Diese schlanken Hypokotyle konnten bequem in die oben schon bei den Versuchen mit Blättern erfolgreich verwendeten Kühler bzw. Glasröhrchen geschoben werden. Gemessen wurden Längen- und Trockengewichtszunahme.

Es schien anfangs hoffnungslos, das gesteckte Ziel quantitativ darstellen zu können, da durch Inhomogenität des Samenmaterials und durch eigenwilliges Verhalten der Versuchspflanzen bei der Wurzelbildung und dem Wurzelwachstum die Meßwerte stark streuten, obwohl qualitativ die Richtung der Ergebnisse immer wieder zu erkennen war. Am meisten störte das unterschiedliche Wachstum der Wurzeln ein und derselben Pflanze. Längere Wurzeln wuchsen schneller als solche, die bei Beobachtungsbeginn noch kürzer waren. Wurzeln über 10 cm hatten wieder einen deutlich geringeren Zuwachs und bildeten dafür Nebenwurzeln. Es wurde aber beobachtet, daß Wurzeln, die bei Versuchsbeginn etwa gleiche Länge besaßen, auch einen annähernd gleichen Zuwachs aufwiesen. Es waren also nur Wurzeln gleicher Ausgangslänge miteinander vergleichbar.

Ich habe 500 Samen gleicher Größe nach dem Anquellen und Ankeimen auf feuchtem Filtrierpapier gleichmäßig tief mit dem Wurzelende in gesiebte Erde eingesetzt und im Gewächshaus so lange wachsen lassen, bis das erste Blattpaar nach den Kotyledonen entfaltet war. Die Hypokotyle hatten ungefähr eine Länge von 9—10 cm. Trotz der sorgfältigen Vorauswahl der Samen war das Wachstum der einzelnen Pflanzen nicht ganz gleichmäßig. Unter diesen 500 Pflanzen wurden 50 Stück herausgesucht, deren Hypokotyllänge zwischen 9,6 und 9,7 cm schwankte und deren Blätter außerdem den gleichen Entwicklungszustand aufwiesen. Diese 50 Pflanzen wurden an der Grenze Hypokotyl/Hauptwurzel durchgeschnitten und in je 25 Kühler und Glasröhren eingeführt. Zunächst wurden sie aber noch nicht in der Apparatur montiert, sondern mit ihrem Glasmantel in ein gemeinsames Gefäß in Nährlösung nach BENECKE eingehängt. Nach 2 Tagen begann die Bildung

von Adventivwurzeln und nach weiteren 3 Tagen wurde eine erneute Auswahl getroffen. Obwohl versucht worden war, die Vorbehandlung möglichst für alle Pflanzen gleich durchzuführen, war die Wurzelbildung durchaus nicht so einheitlich, wie erwartet. Am meisten schwankte die Zahl der neu gebildeten Wurzelanlagen. Wahrscheinlich lag das an kleinen, schwer zu übersehenden Differenzen bei der Führung des Schnittes an der Grenze Wurzel/Sproß. Von dem ursprünglichen Plan, einfach die Gesamtheit der neugebildeten Wurzeln am gekühlten und nichtgekühlten Hypokotyl zu vergleichen, wurde daher abgesehen. Es wurden 20 Pflanzen herausgesucht, die eine mittlere Wurzelbildung aufwiesen, und jeder Pflanze je 2 Wurzeln von 5—9, 14—18, 22—28 und 30—36 mm belassen. Leider konnten die Wurzeln nicht alle gleich lang sein; das war aber, wie sich später herausstellte, kein Nachteil. Jede neue Wurzelanlage, die sich während der Versuchszeit bildete, wurde sofort entfernt.

Erst nach dieser Vorbereitung wurden die Kühler und Glasröhren mit ihren Pflanzen auf dem Brett der Kühlapparatur befestigt. Die Wurzeln und 2 cm des Hypokotyls tauchten in Küvetten mit Nährlösung. Ihre relative Lage zueinander wurde in Skizzen festgehalten, um bei jeder Messung jede Wurzel wieder erkennen zu können. Es stellte sich dabei schon vor Versuchsbeginn heraus, daß es nicht möglich sein würde, alle 8 Wurzeln jeder Pflanze einwandfrei in ihrem Wachstumsverlauf zu verfolgen, da ihre Lage zum Beobachter ein einwandfreies Messen verhinderte.

Entsprechend dem Plan, Längenzunahme *und* Trockengewicht zu vergleichen, kamen also nur die Wurzeln zur Endauswertung, deren Längenzuwachs bis zuletzt verfolgt werden konnte. Daß die Zahl der berücksichtigten Wurzeln je Pflanze etwas verschieden war, bedeutet keinen Fehler. Durch die Zahl und durchschnittliche Gleichwertigkeit der wachsenden Wurzelvegetationspunkte je Pflanze war ja gewährleistet, daß gleichwertige Wurzeln auch annähernd mit der gleichen Nährstoffmenge versorgt wurden.

Es wurde während 6 Tagen der tägliche Längenzuwachs gemessen; in Tabelle 30 ist jedoch nur der mittlere Gesamtzuwachs je Wurzel ausgewertet. Die tägliche Messung war aber doch nötig, da durch Wachstum und Krümmung die Wurzeln ständig ein anderes Bild boten und am Ende der 6 Tage sonst nicht hätten identifiziert werden können. Trotzdem mußten noch einige Wurzeln ausscheiden, so daß von den anfänglich 160 Wurzeln nur 60 in der Tabelle erscheinen.

Nach Abschluß des Versuches wurden alle Wurzeln einzeln gewogen. Daraus wurde das Trockengewicht des Zuwachses berechnet und schließlich der Quotient mg/cm gebildet.

Tabelle 30. *Wurzelwachstum in Abhängigkeit von der Sproßtemperatur.* a + 2 bis + 2,5° C; b + 14,5 bis + 20° C; Wurzeltemperatur a und b + 14,5 bis + 20° C; Temperaturschwankungen in allen Serien gleichmäßig.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	n	Anfangslänge (*M*) mm	Zuwachs (*M*) mm	± *m*	Trockengewicht des Zuwachses (*M*) mg	± *m*	Hemmung %	mg/cm des Zuwachses	± *m*	Sicherung der Mittelwertsdifferenz von Spalte 5 u. 8
a_1	8	6,8	23,0	2,45	0,50	0,01	37,5	0,21	0,005	zu b_1: ++
b_1	7	6,3	23,9	1,35	0,80	0,03		0,34	0,013	
a_2	6	15,8	38,4	0,75	0,75	0,02	34,2	0,20	0,004	zu b_2: ++
b_2	5	16,8	36,9	1,24	1,14	0,03		0,30	0,007	
a_3	8	23,8	37,5	1,67	0,77	0,02	34,2	0,20	0,005	zu b_3: ++
b_3	12	24,6	40,4	2,29	1,17	0,02		0,30	0,005	
a_4	7	32,8	44,4	1,39	0,79	0,01		0,18	0,002	zu b_4: ++
b_4	9	33,3	42,4	1,52	1,20	0,02	34,7	0,28	0,004	

Die Versuchsdaten sind in 4 Gruppen nach den Anfangslängen zusammengefaßt. Innerhalb dieser Gruppen sind die Zuwachslängen in den gekühlten und nichtgekühlten Serien praktisch gleich. Die Schwankungen liegen innerhalb der mittleren Fehler. Es war daher richtiger, den Quotienten mg/cm aus dem gemeinsamen Mittelwert der Zuwachslängen jeder Gruppe zu errechnen.

Das Trockengewicht des Zuwachses wurde so ermittelt, daß aus dem Quotienten mg/cm der *nicht*gekühlten Pflanzen das Gewicht der Anfangswurzellängen berechnet und vom Gesamttrockengewicht der einzelnen Wurzeln — auch der gekühlten Serie — in Abzug gebracht wurde. Dieses Vorgehen ist korrekt, da ja alle Wurzeln vor Einschaltung der Kühlung unter den gleichen Bedingungen gewachsen waren, unter denen die Wurzeln der nichtgekühlten Pflanzen während der gesamten Versuchszeit gestanden hatten.

Man sieht, daß eine Beeinflussung der Assimilatleitung durch tiefe Temperaturen an den *Längen*messungen *nicht* erkannt werden kann. Dagegen zeigt ein Vergleich der Trockengewichte, daß in den Wurzeln der gekühlten Sprosse weniger Substanz eingebaut worden ist. Auch der Quotient mg/cm ist ein brauchbares Maß für die Menge der transportierten Substanz. Allerdings ist in den kürzeren Wurzeln der Anteil der plasmareichen Zellteilungszone größer als in den längeren.

Interessant ist ein Nebenbefund: Die Wurzeln, die zu Versuchsbeginn einen Längenvorsprung besaßen, waren auch weiterhin im Längenzuwachs begünstigt (Spalte 2 und 3). Aus den täglichen Messungen, welche in die Tabelle nicht aufgenommen werden konnten, geht hervor, daß in der Gruppe der kürzeren Wurzeln die täglichen

Zuwachsstrecken auch dann noch geringer als die der übrigen waren, wenn sie deren Anfangslänge überschritten hatten. Wahrscheinlich sind Korrelationen an den unterschiedlichen Streckungsraten beteiligt.

Auch Hypokotylstümpfe ohne Blätter können Wurzeln bilden. Es werden dazu die Baustoffe verwendet, die sich noch in den Leitbahnen befinden bzw. aus dem Hypokotylgewebe mobilisiert werden. Über diese Assimilatmengen, die auch ohne Ableitung von den Blättern zur Verfügung stehen, mußte ein Überblick gewonnen werden, da von vornherein nicht abzusehen war, ob sie bei einer Hemmung der Assimilatleitung die Berechnung des Hemmungsgrades stören würden.

Unter den restlichen 450 Keimpflanzen wurden weitere 12 Stück herausgesucht, deren Hypokotyllänge zwischen 9,5 und 9,6 cm schwankte und deren Kotyledonen und Primärblätter unter sich gleichmäßig waren. Sie wurden wie die Versuchspflanzen sorgfältig an der Grenze Hypokotyl/Wurzel abgeschnitten und außerdem ihrer Kotyledonen und Sproßspitzen beraubt. Sie wurden in Nährlösung zur Wurzelbildung eingestellt. Die 12 Stümpfe hatten in 6 Tagen 118 sehr zarte Wurzeln mit einer Gesamtlänge von 536 mm und einem Gewicht von 5,1 mg gebildet, das sind im Durchschnitt 4,54 mm bzw. 0,04 mg.

Es ist nicht leicht zu sagen, in welchem Umfang diese Größen in der Rechnung berücksichtigt werden müssen. Gehen wir aber von der ungünstigsten Voraussetzung aus, daß bei einer völligen Hemmung des Assimilatnachschubs von den Blättern diese Substanzmengen noch zur Wurzelbildung zur Verfügung stehen, und ziehen das Durchschnittsgewicht von 0,04 mg von jedem durchschnittlichen Gewichtswert ab, dann müßte der Hemmungsgrad um 3—5% erhöht werden. Weil diese Korrektur auf jeden Fall zu hoch ist, da sie von einer völligen Assimilathemmung ausgeht, ist sie in der Tabelle nicht berücksichtigt. Sie liegt vermutlich in der Größenordnung des mittleren Fehlers.

Im ganzen können also die Versuche von CURTIS und HERTY (1936) bestätigt werden, daß eine Kühlung der Wanderbahn die Assimilatleitung hemmt. Dagegen dürften die Versuche WENTS und HULLS sinnvoller durch den von CRAFTS vorgeschlagenen Mechanismus gedeutet werden.

Die Größe der Hemmung läßt keinen Schluß zu, daß vom Atmungsstoffwechsel abhängige Prozesse Träger des Assimilattransportes sind. Man müßte sonst eine stärkere Hemmung erwarten. Die Ergebnisse fügen sich gut in die Befunde über die Kältebeeinflussung der Farbstoffwanderung ein und sind ein weiterer Beleg dafür, daß Farbstoff- und Assimilatleitung denselben Gesetzen folgen.

V. Die Mechanik der Stoffleitung.

1. Schlüsse aus den Farbstoffversuchen.

Die Abhängigkeit der Farbstoffausbreitung von einem Turgor- bzw. Saugkraftgefälle bezüglich Richtung und Geschwindigkeit hat zu dem Schluß geführt, daß in *leitenden Siebröhren eine Massenströmung besteht*.

Eine beschleunigte molekulare Ausbreitung des Farbstoffes im Plasma — gleichgültig, welchen Mechanismus man zugrunde legen mag — kann als Erklärung der Befunde nicht in Frage kommen. Diese Feststellung ist meines Erachtens so fest begründet, daß sie die Basis aller weiteren theoretischen Betrachtungen und der Interpretation aller übrigen experimentellen Daten sein muß. Ob daneben in den Siebröhren in bescheidenem Umfang auch eine spreitungsähnliche Fernleitung für oberflächenaktive Stoffe bestehen kann, ist aus den Versuchen nicht zu entnehmen. Für die Assimilate und die geprüften Farbstoffe muß als die eigentlich leistungsfähige Transportart eine Lösungsströmung angenommen werden.

2. Versuche zur direkten Erfassung des Druckstromes.

Ein immer wieder vorgebrachter Einwand gegen das Bestehen eines Druckstromes ist der, daß es bisher noch nicht überzeugend gelungen ist, eine Wasserausscheidung aus dem Phloem am Ende der Leitbahn nachzuweisen (Schumacher 1947, Maximov 1951). Das Austreten von Blutungssaft aus dem angezapften Phloem mancher Pflanzen, besonders im Herbst, muß hier außer Betracht bleiben. Der Beweis des Zusammenhanges dieser Erscheinungen mit dem normalen Stofftransport ist nicht erbracht.

Eine andere Frage ist natürlich die, ob unter den jeweiligen Versuchsbedingungen ein Lösungsaustritt aus der Schnittwunde überhaupt gefordert werden muß. Münch setzt allerdings für seine Theorie voraus, daß wachsendes Kambium das freiwerdende Lösungswasser des Bildungssaftes ausscheiden muß. Er glaubt auch den Beweis für diese Annahme erbracht zu haben. Seine Experimente konnten von Weevers und Westenberg (1931) nicht reproduziert werden, dagegen hat Molotkowsky (1934, zit. nach Huber 1937) eine Wasserausscheidung aus Rindenstreifen gefunden. Ich selbst habe dieses Problem von den verschiedensten Seiten angefaßt und muß — die Ergebnisse vorwegnehmend — sagen, daß es auch mir nicht gelungen ist, ein Auspressen von Lösung am Ende der Leitbahn oder ein erhebliches Abscheiden von Wasser aus dem tätigen Kambium im Sinne Münchs nachzuweisen. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß dem Nachweis des Lösungsaustrittes auf direktem Wege grundsätzliche Schwierigkeiten entgegen-

stehen, und will daher auf diese ergebnislosen Versuche etwas ausführlicher eingehen.

a) Versuche mit Baumrinden.

Zunächst versuchte ich, die Experimente, die MÜNCH selbst in dieser Richtung unternommen hat, zu reproduzieren. Er löste Rindenstreifen vom Stamm verschiedener Bäume so ab, daß sie oben noch mit dem Stamm in Zusammenhang blieben. Die abgelöste Rinde wurde wasserdicht eingepackt, und am unteren Ende wurde die anfallende Flüssigkeit aufgefangen, die er für vom wachsenden Kambium ausgeschiedenes Wasser ansah. Ich wiederholte die Versuche im Juni 1951 und zur Zeit starken Blutungssaftflusses Ende September. Zusammen wurden 11 Rindenstreifen von 8 Bäumen (*Prunus avium*, *Populus* spec.) verwendet. Sie wurden in dicht schließende Igelitbeutel eingebunden, so daß ein Einsickern von Regenwasser unmöglich war.

Weder in der 1. Versuchsserie (Juni) noch in der 2. (September) wurden meßbare Flüssigkeitsmengen gewonnen. Die rege Kallusbildung zeigte aber, daß eine Ernährung vom Siebteil her stattgefunden hatte. Lediglich in den Versuchen, die zur Zeit der Blutung ausgeführt wurden, trat in den ersten beiden Tagen aus den Rissen der Oberfläche ein zuckerhaltiger Saft aus, der aus den verletzten Leitbahnen stammte und für die Fragestellung nichts bewies.

Vom 4. oder 5. Tage ab, als die ersten Kallusbildungen sichtbar wurden, erschienen auf ihnen kleine Flüssigkeitströpfchen, die aber auch in den folgenden Tagen nicht zu größeren Tropfen zusammenflossen. In Parallelversuchen mit abgetrennten Rindenstreifen von 10—20 cm Länge, die in einer feuchten Kammer unter konstanten Temperaturbedingungen (21,5° C) ausgelegt wurden, traten sie ebenfalls auf. Sie bestanden sicher nicht aus Kondenswasser, sondern wahrscheinlich aus dem nach Verbrauch oder Einbau von Assimilaten freiwerdenden Lösungswasser (vgl. MÜNCH 1930). Ihre Menge war aber auch nach 14 Tagen, als die Versuche abgebrochen wurden, nur unbedeutend.

Das Fehlen einer *meßbaren* Wasserausscheidung ist aber kein Beweis gegen eine Massenströmung. Das Volumen der neugebildeten Zellen verbraucht einen beachtlichen Teil des Lösungswassers der herangeschafften Assimilate. Außerdem darf man sich nicht vorstellen, daß die kambialen Zellen den gesamten Inhalt der Siebröhren einschließlich Lösungswasser übernehmen und erst dann ausscheiden, was ihnen zu viel ist. Vielmehr werden wie beim Stoffeintritt *in* die Siebröhren auch beim Austritt *aus* denselben spezifische und auswählende Stoffwechselprozesse eine Rolle spielen, deren Geschwindigkeit von der Schnelligkeit des Einbaues in die wachsenden (bzw. speichernden) Zellen reguliert wird. Die Wasseraufnahme in die kambialen Gewebe geschieht

auf osmotischem Wege und *folgt* der Stoffaufnahme. Das überschüssige Lösungswasser der Siebröhren würde danach im wesentlichen gar nicht von den wachsenden (bzw. speichernden) Zellen, sondern unmittelbar von den Siebröhren selbst ausgepreßt werden. Die lebenden Zellen der Rinde haben normalerweise nie die Saugkraft Null und können unter den Versuchsbedingungen erhebliche Mengen dieses Lösungswassers in sich aufnehmen.

b) Versuche am abgeschnittenen Blatt.

In einer zweiten Serie wurde versucht, eine Flüssigkeitsausscheidung aus der Schnittfläche des Blattstieles von *Pelargonium* zu finden. SCHUMACHER (1950) erhebt den Einwand, daß er nie am Stielende einen derartigen Austritt beobachtet hat. Ich selbst habe vergeblich danach gesucht, prüfte aber in eigens dazu angesetzten Versuchen, ob er nicht doch unter geeigneten Bedingungen zu messen oder wenigstens qualitativ nachzuweisen wäre. Ich hoffte, in feinsten Thermometerkapillaren auch sonst schwer erkennbare Flüssigkeitsverschiebungen sichtbar machen zu können. Dazu mußten aber die Blätter völlig wassergesättigt oder die Wasserleitbahnen gänzlich verstopft sein; am besten wäre beides gewesen.

Es zeigte sich bald, daß eine Wassersättigung erst nach etwa 2 Tagen zu erreichen war. Die Blätter befanden sich in innen angefeuchteten Frischhaltebeuteln und der Stiel war in ein Mikropotometer eingekittet. Der Wassernachschub geschah bis zur Wassersättigung durch einen besonderen seitlichen Wassereinlaß; durch Umschalten auf dit Kapillare konnte jederzeit der Grad der Wassersättigung festgestelle werden. Die Temperatur schwankte zwischen $+22$ und $+22{,}5^0$ C. Zur sicheren Ausschaltung eines Thermometereffektes wurde in ein solches Potometer ein Glasstab vom Durchmesser des Blattstieles eingekittet und die Werte des Versuchspotometers nach den Bewegungen der Luftblase im Kontrollpotometer korrigiert.

Es wird darauf verzichtet, die erhaltenen Ergebnisse im einzelnen darzustellen. Ich kann summarisch feststellen, daß die Luftblase unabhängig vom Thermometereffekt ganz unregelmäßige Verschiebungen in der Kapillare zeigte. Einströmen wechselte mit Ausströmen, ohne daß eine zeitliche oder mengenmäßige Periodizität gefunden werden konnte. Offenbar führten Stoffwechselprozesse in der Spreite zu Saugkraftdifferenzen, die sich über das Xylem auswirkten. Es war nicht die Aufgabe, die Natur dieser Wasserverschiebungen zu analysieren. Die Versuche wurden in dieser Form abgebrochen, als sich herausstellte, daß in jedem Fall die Flüssigkeitsverschiebungen von einer Größenordnung waren, die einen eventuellen Strom von den Siebröhren überdecken mußte.

In weiteren Experimenten wurde versucht, die Gefäße, wie es SCHUMACHER (1950) empfiehlt, zu verstopfen. Außer Kakaobutter wurde mit gutem Erfolg Kokosfett verwendet. Auch mir gelang es nicht, sämtliche Gefäße auf der ganzen Länge des Blattstieles mit dem Fett zu füllen, allerdings war im unteren Drittel des Stieles die Verstopfung meist vollständig. Außer in den Gefäßen hatte sich das flüssige Fett im Interzellularensystem nach oben ausgebreitet.

Erschwerend war aber, daß die Blätter während des Einsaugens des geschmolzenen Fettes stark welkten und ohne Wassernachschub über den Blattstiel wieder turgeszent gemacht werden mußten. Zu diesem Zwecke wurden die Nervenendigungen am Blattrand geöffnet und die Spreite eine Zeitlang unter Wasser gesetzt. Tatsächlich wurden die Blätter wieder turgeszent, wassergesättigt waren sie aber bestimmt nicht. Sie durften nämlich nicht zu lange unter Wasser bleiben, da sich sonst die Interzellularen mit Wasser füllten. Dadurch wird aber, wie oben dargelegt (S. 402), der Stoffabtransport (gemessen als Farbstofftransport) gehemmt. Auf keinen Fall war es aber möglich, den Stiel, der während des Welkungsvorganges seine Saugkraft ebenfalls erhöht hatte, nachträglich mit Wasser zu sättigen. Wenn man wie SCHUMACHER (1950) den Blattstiel bei $+35^0$ C für 12 Std in Kakaobutter einstellte, kam es sogar häufig zu regelrechten Schrumpfungen an der Stielbasis. Da sich auch das Interzellularensystem mit dem Fett anfüllte, ist vielleicht eine Permeabilitätserhöhung durch die langdauernde Atmungshemmung bei der hohen Temperatur für den Wasserverlust mitverantwortlich.

Die lebenden Stielzellen können jedenfalls unter den Versuchsbedingungen erhebliche Mengen Wasser aufnehmen, und da sie außerdem als Speicherzellen fungieren, ist ein längere Zeit dauernder Assimilatstrom möglich, ohne daß Wasser aus der Schnittfläche gepreßt werden muß.

Wie oben (S. 410) dargelegt, ist wahrscheinlich die Durchlässigkeit der Siebzellen an der Siebplatte, die der Schnittfläche am nächsten liegt, sehr herabgesetzt und bestimmt geringer als die der Längswände. Dadurch wird aber das Lösungswasser die Siebröhren nicht an der Stirnseite, sondern seitlich verlassen, wodurch eine Verteilung im umliegenden Gewebe gewährleistet ist.

Dazu kommt als Nebenfaktor, daß sich die Saugkräfte der Blattspreite, wenn auch langsam, über das Membransystem des Stieles nach unten fortsetzen, wie sich durch Einstellen in Berberinsulfatlösung nachweisen läßt.

Es konnte daher nicht überraschen, daß Blätter, deren Gefäße mit Kakaobutter oder Kokosfett verstopft waren, noch tagelang einen langsamen Wassereinstrom im Potometer erkennen ließen, auch wenn deren wieder turgeszente Spreite an der Transpiration gehindert war. Bei den

Versuchen waren die Blattstiele bis 2 cm von der basalen Schnittstelle durch einen Schnitt, der die Leitbündel nicht verletzte, gespalten, um dem eventuell seitlich aus den Siebröhren austretenden Lösungswasser den Weg über die Membranen zu erleichtern. Die Luftblase in der Kapillare lief aber noch stets, wenn auch sehr langsam, in Richtung Stielbasis, als nach 5 Tagen die Versuche abgebrochen wurden, weil sich bereits an der Spreite die ersten Fäulniserscheinungen bemerkbar machten.

Diese letzten Versuche zeigten, daß man unter den gegebenen Umständen einen Flüssigkeitsaustritt aus der Schnittfläche gar nicht erwarten *darf*. Die Bedenken gegen die Massenströmungstheorie, die aus dem Fehlen eines Flüssigkeitsaustrittes unter ähnlichen Bedingungen abgeleitet wurden, sind also unbegründet.

3. Über den Konzentrationshub im Blatt.

MÜNCHs Auffassung, daß der Turgordruck der assimilierenden Zellen selbst die Kraft liefert, welche die Assimilate transportiert, ist nicht mehr aufrechtzuerhalten. Bereits PHILLIS und MASON (1933) haben durch kryoskopischen Vergleich des Mesophyll- und Nervengewebes auf einen Konzentrationshub in Richtung der Siebröhren geschlossen und einen Drüsenmechanismus gefordert, der die Assimilate in die Siebröhren abscheidet. Sie nehmen an, daß die Übergangszellen (FISCHER 1884, 1885b) und Geleitzellen diese Konzentrierung vornehmen könnten. Diese Befunde finden in den Arbeiten anderer Autoren ihre Stütze (LEONARD 1938, 1939). ROECKL (1949) konnte sogar den Konzentrationshub dadurch augenfällig demonstrieren, daß sie die Blattzellen verschiedener Bäume im Siebröhrensaft des eigenen Stammes plasmolysierte.

a) Über den angeblichen Konzentrationshub in mehreren Stufen.

Aus weiteren grenzplasmolytischen Studien zog ROECKL den Schluß, daß die Konzentration des Zellsaftes stufenweise bis zu den Siebröhren zunimmt. Bereits in den sog. Sammelzellen fand sie einen höheren grenzplasmolytischen Wert als in den Palisaden. Die nächste Erhöhung stellte sie in den Zellen der Parenchymscheide der Nervenendverzweigungen, kurz Scheidenzellen genannt, fest.

Da die Frage der Lokalisation des Konzentrationshubes für die Erklärung der Arbeitsweise des Drüsenmechanismus von Bedeutung war, prüfte ich die Angaben ROECKLs nach. Die Plasmolyse der Blattzellen von *Robinia pseudacacia* im Siebröhrensaft des gleichen Baumes gelang im August 1951, so daß von einer Ausdehnung der Versuche auf andere Bäume abgesehen wurde. Dagegen waren die grenzplasmolytischen Ergebnisse schon insofern überraschend, als bereits sorgfältige Beobachtungen der gleichen Art vorliegen, in denen von einem derartigen

Konzentrationsgefälle im Blatt nichts bemerkt wurde (TRÖNDLE 1909, URSPRUNG und BLUM 1916, OPPENHEIMER 1932, BUHMANN 1935, PFEIFFER 1938). Unterschiede im osmotischen Wert von 5—9 Atm. und noch mehr können aber eigentlich nicht leicht übersehen werden. ROECKL bezieht sich allerdings auf die Arbeit PFEIFFERS, der Ähnliches gesehen haben soll. Aber sie zitiert PFEIFFER falsch. Er vergleicht in der fraglichen Tabelle (S. 22) *nicht* Palisaden und Sammelzellen, *sondern* Schwammparenchym und Sammelzellen und will damit den umgekehrten Konzentrationsgradienten belegen wie ROECKL.

Ich infiltrierte Blattquerschnitte von *Ficus elastica*, *Helleborus foetidus* und *Madia dissitiflora* mit Rohrzuckerlösungen und wertete nur solche Zellen aus, deren Nachbarzellen ebenfalls noch lebend waren. Die Einwirkungszeit des Plasmolytikums betrug 3, vergleichsweise bis zu 12 Std. Tabelle 31 enthält die gewonnenen Ergebnisse.

Tabelle 31. *Grenzplasmolysewerte der Blattparenchymzellen in Rohrzucker.*

Datum	Objekt	n	Palisaden		Sammelzellen		Schwammparenchym		Scheidenzellen	
			Atm. M	$\pm m$	Atm. M	$\pm m$	Atm. M	$\pm m$	Atm. M	$\pm m$
21. 8. bis 27. 8. 51	*Ficus elastica* 1. entfaltetes Blatt	10	11,17	0,09	11,11	0,10	10,57	0,12	10,60	0,13
24. 3. bis 30. 3. 52	*Ficus elastica* 1. entfaltetes Blatt	10	10,51	0,12	10,54	0,13	9,73	0,12	9,67	0,12
25. 7. bis 31. 7. 51	*Ficus elastica* 2. entfaltetes Blatt	10	13,67	0,09	13,70	0,11	12,94	0,13	13,00	0,11
10. 8. bis 15. 8. 51	*Helleborus foetidus*	10	19,57	0,10	19,44	0,08	18,44	0,09	18,41	0,08
16. 8. bis 20. 8. 51	*Madia dissitiflora*	10	10,33	0,09	10,33	0,10	9,16	0,09	9,19	

Von einem Konzentrationshub war in Übereinstimmung mit den früheren Untersuchern nichts zu entdecken. Neuerdings teilt WANNER (1952) mit, daß es ihm nicht gelungen ist, die ROECKLschen Angaben zu bestätigen.

Wie mag aber nun ROECKL zu ihren Angaben gekommen sein? Täuschungen können unter Umständen dadurch unterlaufen, daß die lockeren Sammel- und Schwammparenchymzellen sehr empfindlich sind und — wenn nicht grob geschädigt — so doch durch den Schnitt und die Präparation stark gereizt werden können. Bei *Ficus elastica* sind außerdem nur die jüngeren Blätter (am besten das erste oder zweite voll entfaltete und ausgewachsene Blatt) für die Untersuchung geeignet. Ältere Blätter zeigen schlechte Plasmolysebilder durch erschwerte und verzögerte Abhebung. Dadurch können leicht zu hohe Grenzplasmolysewerte vorgetäuscht werden (vgl. URSPRUNG 1939).

b) Der Phosphatasenachweis im Phloem.

Die Erkenntnis, daß die Aufnahme der Zucker in die Zellen mit Phosphorylierungsvorgängen gekoppelt ist, gilt heute allgemein. Dies trifft sowohl für tierische als auch für pflanzliche Gewebe zu.

In den obigen Versuchen wurde gezeigt (S. 407 ff.), daß die Zuckerinfiltration in die Blattspreite die Farbstoffwanderung fördert, daß diese Förderung weitgehend wieder aufgehoben werden kann, wenn man ein typisches Phosphorylierungsgift gleichzeitig mit infiltriert.

In welchen Zellen die Phosphorylierung des in den Siebröhren wirksam werdenden Zuckers stattfindet, ist nicht zu sagen, da natürlich jede lebende Blattzelle Phosphorylierungen durchführen kann. Da die Siebröhrensäfte aber freie Zucker enthalten, müssen sie vor, spätestens bei ihrer Aufnahme in die Siebröhren wieder dephosphoryliert werden.

Es erhebt sich daher die Frage, ob etwa das Zusammenspiel von Phosphorylierung und Dephosphorylierung den Mechanismus darstellt, der den mehrfach beschriebenen „polaren" Zuckertransport bewerkstelligt. Der Ort der Dephosphorylierung wäre dabei besonders wichtig, da mit ihm das Ende der „polaren" Transportstrecke zusammenfallen muß.

Ein typisches Ferment der Dephosphorylierung stellt die Phosphatase dar, bei der das Gleichgewicht zwischen Synthesefunktion und Spaltung fast ganz zugunsten der Spaltung verschoben ist. Glücklicherweise existiert für sie ein eindeutiger histochemischer Nachweis. Die Methode wurde von Gomori (1939) und Takamatsu (1939) für die alkalische Phosphatase und von Gomori (1941) für die saure Phosphatase des tierischen Gewebes ausgearbeitet. Glick und Fischer (1945) haben sie zum Nachweis der sauren Phosphatase der pflanzlichen Gewebe modifiziert. Die in der vorliegenden Arbeit angewandte Vorschrift entstammt Glick (1949). Jedoch wurden keine Schnitte verwandt, sondern das gesamte Blattgewebe wurde nach Abziehen der Epidermis der gleichen Behandlung unterzogen. Die verwendeten Objekte s. S. 373.

Nach Glick werden folgende Lösungen gebraucht: 1. m/10 Citratpuffer p_H 4,5—5; 2. 4 cm³ m/10 Azetatpuffer p_H 5,1 werden mit 1 cm³ m/10 Bleinitratlösung, 0,4 cm³ 3,2%igem Na- (K-) Glycerinphosphat geschüttelt und dann zentrifugiert; verwendet wird die klare Lösung; 3. 2%ige Essigsäure; 4. stark verdünnte Ammoniumsulfidlösung.

Die alkoholfixierten und gewässerten Blattstücke wurden für mindestens 1 Std in Lösung 1 gelegt, um vorgebildete unlösliche Ca-Salze zu entfernen, die einen positiven Test geben. Nach erneutem Waschen kamen die Objekte für 10—20 min bei 35° C im Thermostaten in Lösung 2. Nach abermaligem und gründlichem Wässern überführte ich sie in Lösung 3 und wusch sie dann wieder gut aus. Zum Schluß gab ich sie

in Lösung 4, in der sich an den Orten der Phosphatasetätigkeit ein braunschwarzer Niederschlag von Bleisulfid bildete. Zur Kontrolle wurden entsprechende Blattstücke demselben Arbeitsgang unterworfen, nur blieb in Lösung 2 das Glycerinphosphat weg.

Abb. 10 gibt ein Übersichtsbild, wie es für alle behandelten Objekte typisch ist. Die Nerven sind bis in die feinen Endverzweigungen elektiv geschwärzt. Nebenbei bemerkt zeigten auch alle Zellkerne eine braune Granulierung. Die Kontrollen hatten in den Membranen der Leitbündelscheide und der inneren Bündelzellen einschließlich der Xylemelemente lediglich eine schwache Bräunung, ein Zeichen dafür, daß diese Membranen Bleiionen zu binden vermögen. Bei längerem Aufenthalt in Lösung 2 zeigte auch das Assimilationsparenchym und besonders die Schließzellen Phosphataseaktivität. Mir kam es aber darauf an, den *Schwerpunkt* der Phosphatasetätigkeit im Blatt zu ermitteln.

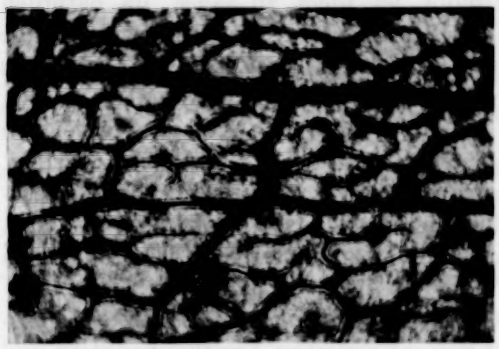

Abb. 10. Bevorzugte Phosphataseaktivität im Siebteil der Blattleitbündel von *Madia dissitiflora*. Übersichtsbild.

Die feinen Nervenendverzweigungen waren bis auf die tracheidale Spitze meist völlig schwarz, so daß es unmöglich war, eine Differenzierung zu treffen. An Stellen schwächerer Färbung gelang es aber öfters, mit einem Mikromesser die oben liegenden Zellen der Leitbündelscheide vorsichtig abzupräparieren und dabei auch den zarten Siebteil anzuschaben. Dabei war zu erkennen, daß die den Scheidenzellen unmittelbar anliegenden Übergangszellen (FISCHER 1884, 1885b) und Geleitzellen am intensivsten geschwärzt waren, während die reifen Siebzellen nur wenig, meist keinen Niederschlag aufwiesen (Abb. 11). An älteren Nerven sind fast ausschließlich die Geleitzellen geschwärzt.

Nach den Erfahrungen von HAECKEL (1951) kann das gebildete Bleiphosphat sich etwas verlagern, so daß zuweilen auch an benachbarten Orten eine positive Schwärzung eintritt, an denen keine Phosphataseaktivität besteht. Es ist daher noch nicht ganz sicher, ob die gelegentlich beobachtete schwarze Körnelung in den Siebröhren wirklich einen gewissen Grad Phosphatasetätigkeit anzeigt. Sicher scheint mir aber, daß vor allem die Zellen *unmittelbar um die Siebröhren* die Hauptdephosphorylierung besorgen. Diese kann im Sinne unseres Problems nur darin bestehen, die vorher phosphorylierten Zucker in die Siebröhren zu entlassen. Der Vergleich mit den Resorptionsvorgängen im Darm und in den

Nierentubuli drängt sich einem auf. In welchem Zusammenhang die zu fordernde Rohrzuckersynthese mit der Phosphatasetätigkeit steht, bleibt noch offen.

Bereits YIN (1945) hat bei Anwendung einer anderen Methode über ähnliche Ergebnisse kurz berichtet, und nach Abschluß der Untersuchungen erschien eine Arbeit von WANNER (1952), in der er die Phosphataseverteilung in der Pflanze mit dem Kohlenhydrattransport in Zusammenhang brachte. YIN fand die Phloemelemente reich an Phosphatase. In den Nervenendigungen zeigten auch die Scheidenzellen einen Niederschlag, für den er einen relativ hohen Phosphatasegehalt verantwortlich macht. Ebenso betont WANNER den Phosphatasegehalt der Parenchymscheide neben den Geleitzellen und jungen Siebröhren. Die Übergangszellen werden von beiden Autoren nicht erwähnt. In meinen Versuchen konnte aber bei kurzer Einwirkungszeit von Lösung 2, bei der nur der Phosphatasegehalt der aktivsten Zellen sichtbar wurde, in den Scheidenzellen nie ein Niederschlag beobachtet werden (Abb. 10 und 11). Allerdings bräunen sich in den Kontrollversuchen ohne Glycerinphosphat häufig die Membranen dieser Zellen stärker als die des übrigen Parenchyms. Je länger die Versuchszeit gewählt wurde, um so mehr Gewebeteile offenbarten einen gewissen Phosphatasegehalt. YIN hat die Behandlungszeiten nicht differenziert; bei WANNER findet sich ebenfalls kein Hinweis auf die Reaktionsdauer. Es ist natürlich möglich, daß bei anderen Objekten die Phosphataseaktivität in der Leitbündelscheide größer ist als in den von mir untersuchten, aber die von WANNER publizierte Abb. 1 stützt meine Befunde, daß die Hauptaktivität dieses Fermentes auch für sein Objekt *(Zea mays) innerhalb* der Scheide zu suchen ist. Es müßte aber noch geklärt werden, ob die Anfärbung der Scheidenzellen nicht einer Wanderung des freigesetzten Phosphates (s. oben) zu verdanken war.

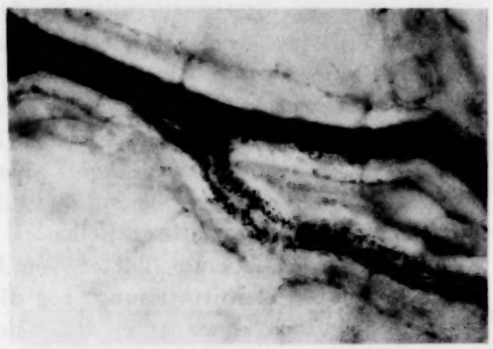

Abb. 11. Verteilung der Phosphataseaktivität in den Endverzweigungen der Blattleitbündel von *Madia dissitiflora*. Parenchymscheide ungefärbt; Siebröhren kaum gefärbt; starke Schwärzung in den Übergangs- und Geleitzellen.

YIN hat auf einen möglichen Zusammenhang seiner histochemischen Befunde mit den Ergebnissen von PHILLIS und MASON (1933) hingewiesen, und auch WANNER diskutiert die Rolle der Phosphatase für die Einwanderung der Zucker in die Siebröhren: Ihre Anhäufung um die

Siebröhren verhindert einen Eintritt phosphorylierter Zucker in die Leitbahnen, gleichzeitig wird aber ein Konzentrationsgefälle der phosphorylierten Zucker vom Ort ihrer Bildung bis zum Ort ihrer Spaltung verursacht. Es muß aber nochmals betont werden, daß die Phosphatase ihre Rolle besser erfüllt, wenn sie nicht in den Scheidenzellen, sondern *innerhalb* der Scheide wirksam wird.

Es ist Aufgabe einer folgenden Arbeit, die Phosphataseorte in der ganzen Pflanze unter dem Gesichtspunkt der Stoffleitung topographisch aufzunehmen.

c) Die reduzierenden Substanzen im Phloem.

Daß die Zellen innerhalb der Leitbündelscheiden besondere physiologische Funktion und Aktivität haben, läßt sich auch aus anderen weniger spezifischen Reaktionen ableiten.

Nach COLLANDER und HOLMSTRÖM (1937) zeichnen sie sich durch eine auffällige, sauerstoffabhängige Speicherfähigkeit für sulfosaure Farbstoffe aus. Folgende eigene Befunde unterstreichen die physiologische Sonderstellung dieser Zellen.

Infiltrierte ich lebende Blätter von *Madia elegans* oder *Vicia faba* mit 0,1 molarer Bleinitratlösung, zog die Epidermis ab, fixierte und wässerte gründlich, dann waren die gleichen Zellen, die Phosphatasereaktion gaben, nach einem $(NH_4)_2S$-Bad ebenfalls elektiv geschwärzt (Abb. 12). Trotz Anwendung des gleichen Reagens unterschied sich dieser Versuch grundlegend vom Phosphatasenachweis, denn hier waren die Zellen noch am Leben und es ließ sich nicht feststellen, welche Inhaltsstoffe mit dem Blei einen unlöslichen Niederschlag gegeben haben. Die Reaktion ist also unspezifisch und nur ein Zeichen einer besonderen Stoffwechselaktivität dieser Zellen. Dagegen wurde die Phosphatasereaktion nach GOMORI sowie GLICK und FISCHER an fixiertem und gewässertem Material durchgeführt, und durch Kontrollversuche hatte man die Gewähr, daß der Bleiniederschlag nur mit der in Freiheit gesetzten Phosphorsäure ausgefallen war. Auf diese Parallelität der Fällung unbekannter Substanzen durch Bleinitrat mit der Phosphatasereaktion sei hier besonders hingewiesen, da WANNER die Reaktion meist an frischen oder Gefriermikrotomschnitten durchgeführt hat. Leider beschreibt er seine Methode nicht.

Auch die Anhäufung von reduzierenden Substanzen kann man als ein Zeichen für lebhaften Zellstoffwechsel oder in ruhenden Organen zumindest als Energiespeicher für künftige starke Lebenstätigkeit ansehen. Das Tetrazoliumchlorid, das LAKON (1942a, b) zum Nachweis der Keimfähigkeit von Samen vorgeschlagen hat, eignet sich ausgezeichnet für die Fragestellung. Das farblose Salz geht in reduziertem Zustand in das kräftig purpurrote Formazan über.

Wenn ich Blätter von *Madia dissitiflora* und *elegans*, *Vicia faba*, *Calendula officinalis*, *Pelargonium zonale* oder *Tropaeolum majus* mit einer Tetrazoliumlösung 1 : 1000 infiltrierte, dann beobachtete ich nach 30 min oder weniger schon makroskopisch, daß die Nerven intensiv rot durch das Gewebe schimmerten. Die Färbungsverteilung war die gleiche wie beim Phosphatasenachweis (Abb. 13): Vor allem waren die Übergangs- und Geleitzellen gefärbt. Bei *Zea mays* findet sich in den älteren Bündeln das Formazan hauptsächlich in den Geleitzellen; es ergibt sich in Querschnitten das gleiche Bild, wie es WANNER (Abb. 2) für die Phosphataseverteilung in diesem Objekt vorlegt.

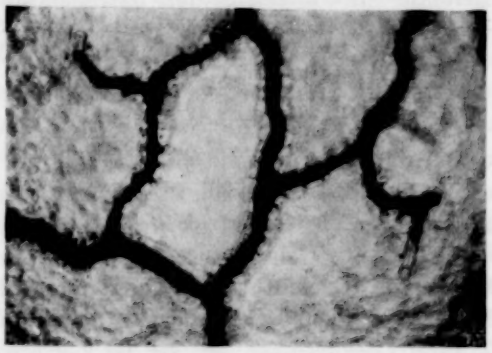

Abb. 12. Bleiausfällung in den lebenden Zellen der Leitbündelendverzweigungen von *Vicia faba*; nachgewiesen durch $(NH_4)_2S$.

Abb. 13. Formazanablagerung in den Übergangs- und Geleitzellen der Leitbündelendverzweigungen von *Vicia faba*.

Das Formazan war als roter, später rotbraun werdender krümeliger Niederschlag, wahrscheinlich durch Salzbildung abgelagert. Diese auffällige Parallelität macht es wahrscheinlich, daß mit dieser Reaktion Stoffwechselprodukte erfaßt wurden, die in einem direkten Zusammenhang mit dem Phosphorylierungsstoffwechsel stehen. Ob auch beim Keimfähigkeitsnachweis das Formazan gleichzeitig Orte besonderer Phosphataseaktivität kennzeichnet, wird gegenwärtig untersucht.

Auch die Gerbstoffprobe fällt in den Phloemparenchymzellen vielfach positiv aus, wenn auch nicht immer so stark wie die Tetrazoliumreaktion. Gerbstoffe sind schon früher vielfach im Phloem gefunden worden (TUNMANN-ROSENTHALER 1931). Ihre Bedeutung im Zellstoffwechsel ist bis heute noch völlig dunkel (vgl. PAECH 1950). Nur darüber ist man sich einig, daß sie an Orten hoher Stoffwechselaktivität gebildet werden. Da auch die Gerbstoffe reduzierende Eigenschaften haben,

könnte man annehmen, daß mit Tetrazolium, wenigstens zum Teil, Gerbstoffe oder ihre Vorstufen nachgewiesen wurden. Ich erhielt auch bei manchen Objekten eine starke Formazanbildung, wenn keine eindeutige Gerbstoffreaktion zu erzielen war (*Madia*). Wahrscheinlich kommen neben gerbstoffähnlichen Verbindungen noch andere reduzierende Substanzen in den betreffenden Zellen vor.

C. Zusammenfassende Schlußbetrachtung.

I. Die Mechanik der Farbstoffausbreitung im Membransystem.

Aus den Geschwindigkeitsmessungen, die durch die Untersuchungen des Anfärbeverlaufes in jungen Haaren und in den Kutikularleisten ergänzt wurden, konnten nur 2 Bewegungsarten der Fluorochrome abgeleitet werden: 1. Die *Diffusion* als Grundbewegung; sie ist langsamer als in 10%iger Gelatine und wird überlagert durch Adsorption des Farbstoffes an der Membransubstanz; dadurch sinkt die Konzentration und im Gefolge davon die Geschwindigkeit rascher als bei reiner Diffusion. 2. Eine *Lösungsströmung*; sie ist der einzige beobachtbare Modus der beschleunigten Farbstoffausbreitung.

Den Schlußfolgerungen HÜLSBRUCHS, die ebenfalls auf Geschwindigkeitsmessungen basieren, liegen methodische Fehler zugrunde.

II. Die Beziehung zwischen Transpiration und Membranfärbung.

Die Anreicherung der Farbstoffe in den Membranen der Haare und in den Kutikularleisten läßt den Schluß zu, daß an diesen Stellen die kutikuläre Wasserabgabe stattfindet. Sie schien wegen der raschen und kräftigen Anfärbung dieser Orte zunächst recht erheblich zu sein (STRUGGER). Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit kann aber sowohl die Intensität als auch die Geschwindigkeit der Anfärbung dieser Orte kein Maß für die Größe der kutikulären Transpiration sein.

Die Haare und Kutikularleisten besitzen eine natürliche, bevorzugte Speicherfähigkeit für basische Farbstoffe, die im Chemismus der Membransubstanz begründet ist. In den Kutikularleisten gewisser Pflanzen besteht aber außerdem noch ein Mechanismus, der die Aufnahmefähigkeit für Farbstoffe reguliert. Die Befunde RENNERS und KALLMEYERS, daß geschlossene Spalten welkender Pflanzen weniger Farbstoff aufnehmen als geöffnete, konnten mit andersartiger Methodik auch für wassergesättigte Blattflächenschnitte bestätigt werden. Es muß also mit den Autoren angenommen werden, daß die Öffnungsweite der Stomata — durch Änderung der Turgorspannung, eventuell außerdem der Membranquellung — die Größe der submikroskopischen Kapillarräume und damit der inneren Oberfläche der Leisten beeinflußt. Diese unterschiedliche Aufnahmefähigkeit für Farbstoffe ist der Ausdruck einer Ventilwirkung der Leisten für ihre Wasserabgabe.

Eine besonders starke Fehlerquelle bei der Abschätzung der Größe der kutikulären Transpiration liegt darin, daß die Strömung der Farbstofflösung in den Membranen auch bei Ausschaltung der Transpiration durch die Saugkraft der lebenden Zellen beschleunigt wird. Dadurch kann sehr rasch das gleiche Färbebild erzielt werden, wie es sich bei uneingeschränkter Transpiration einstellt. Durch ihr natürliches Wasserdefizit können Epidermiszellen einschließlich Schließzellen Farbstofflösung über den Membranweg an sich ziehen. Trotz rascher und kräftiger Anfärbung der ausgezeichneten Membranorte braucht an sich nur eine bescheidene kutikuläre Transpiration zu bestehen. Eine Methode zur Bestimmung ihrer Größe mittels Fluorochromen muß unter Berücksichtigung dieser Komplikation erst noch ausgearbeitet werden.

Der Nachweis der Porenstruktur der Kutikularleisten konnte auch mit dem sauren Farbstoff Oxypyrengelb geführt werden. Wird die transpirierende Oberfläche durch Bestreichen des Blattes mit Gelatine gehoben, dann wandert der Farbstoff *durch* die Kutikularleisten in die Gelatine ein; ist die Transpiration unterbunden, verläßt der Farbstoff die Leisten nicht.

Die Erweiterung der Kohäsionstheorie, die Strugger vorgenommen hat, besteht also in ihren Grundzügen zu Recht. Mir scheint aber, daß der Membranweg im Blatt nicht vorzugsweise der kutikulären Transpiration zugute kommt, sondern daß seine Kapazität normalerweise wohl eher von der stomatären Transpiration beansprucht wird.

Es geht aus allen bisherigen Versuchen mit Fluorochromen nicht hervor, welcher Anteil des verdunstenden Wassers über die Membranen und welcher durch die Zellen im Sinne der älteren Vorstellung geht. Nach den Versuchen Brewigs an Wurzeln haben Zellen, auf die gleichzeitig vom Xylem und vom Außenmedium eine Saugkraft ausgeübt wird, eine erhöhte Wasserdurchlässigkeit. Daß dies auch für Blattgewebe gelten könnte, darf man den Versuchen von Haines (1936) und Humphries (1938) entnehmen: Die Transpiration eines abgeschnittenen Sprosses steigt, wenn von seiner Schnittfläche her ein geringer Unterdruck im Xylem erzeugt wird. — Wahrscheinlich besteht der extrafaszikuläre Wasserweg aus *zwei* Komponenten, deren Verhältnis zueinander noch offen ist.

III. Das Problem der Assimilatleitung.

1. Die Bedeutung der Farbstoffausbreitung in den Haaren von *Cucurbita pepo*.

In den vorliegenden Versuchen konnte für Uranin wahrscheinlich gemacht und für Rhodamin B durch direkte Beobachtung sichergestellt werden, daß der Farbstoff in der ganzen Breite des Zellinnern diffundiert und erst sekundär im Plasma gespeichert wird. Erzwingt man in

den Zellen eine Lösungsströmung, in welcher der Farbstoff passiv mitgerissen wird, dann *scheint* er (Uranin) sich ebenfalls im Plasma auszubreiten.

Die „vitalen" Schleusenmechanismen, die SCHUMACHER für die Störung der diffusionsartigen Ausbreitung verantwortlich macht, wurden mit Änderungen im Speicherungsverhalten der Zellen für den Farbstoff erklärt, die durch einen Präparationsreiz bedingt sind.

Die Diffusion in den Haaren kann demnach nicht als Modell für die rasche Fernleitung in den Siebröhren angesehen werden (SCHUMACHER).

2. Plasmaströmung und Stofftransport.

DE VRIES (1885) hat als erster die Protoplasmaströmung zur Erklärung des Ferntransportes der Assimilate in Anspruch genommen. Zwar hat SMALL (1939) mit subtiler Methodik in den Siebröhren eine Plasmaströmung nachweisen können, aber er gibt nicht an, woran er erkannt hat, daß sie reif und leistungsfähig waren. Die Theorie wird heute allgemein abgelehnt, und ich will ausdrücklich betonen, daß die an *Nitella* gewonnenen Ergebnisse auch von mir nicht im Sinne dieser Vorstellung diskutiert werden sollen. Die rasche Überführung von Uranin mit Hilfe der Plasmaströmung von Zelle zu Zelle ist aber so auffällig, daß daran gedacht werden muß, daß in Sonderfällen diesem Ausbreitungsmodus auch für zelleigene Stoffe eine gewisse Bedeutung zukommen kann.

3. Molekularbewegung oder Massenströmung?

ROUSCHAL beschließt seine Untersuchungen über das Siebröhrenproblem mit einer Gegenüberstellung der aus der Literatur entnommenen Befunde, die für und wider eine Massenströmung bzw. diffusionsartige Ausbreitung sprechen. Er findet, daß die Ergebnisse, die eine Massenströmung in den Siebröhren nahelegen, in der Mehrheit sind. Das bisher noch fehlende experimentum crucis glaubt er geliefert zu haben. Wie wir sahen, können seine Versuche leider nicht als ein solches bezeichnet werden.

In der Zwischenzeit sind keine Arbeiten erschienen, die eine endgültige Klärung herbeigeführt hätten. Aber von beiden Standpunkten aus sind neue Gesichtspunkte ins Feld geführt worden. Eine Reihe von Autoren glaubt, auf Grund ihrer Ergebnisse die Massenströmungstheorie ablehnen zu müssen.

So beobachtete CLEMENTS (1940) keine Wasserausscheidung aus dem Xylem der Fruchtstiele von *Kigelia africana*, obwohl er errechnete, daß täglich mehrere Liter Wasser über das Xylem zurückfließen müßten, wenn die Assimilate in einer Lösung in die Frucht einströmen würden. Er wandte sich deshalb gegen die Massenströmungstheorie. Der Kritik,

die CRAFTS (1951) bereits über diese Arbeit ausgesprochen hat, ist nichts hinzuzufügen. Die Annahme CLEMENTS', daß alles Phloemwasser beweglich ist und daß die Zuckeranalyse des Gesamtphloems den Zuckergehalt der Siebröhren wiedergibt, ist unberechtigt. Auch sind die Volumenbeziehungen des strömenden Bildungssaftes und des Fruchtwachstums sicher nicht richtig eingeschätzt worden.

TINGLEY (1944) fand in ihren Studien über die Konzentration des Siebröhrensaftes von Kürbispflanzen keine Übereinstimmung mit den MÜNCHschen Vorstellungen und lehnte die Massenströmung ab, zu Unrecht, wie CRAFTS (1951) auf Grund der Befunde von COLWELL (1942) und CRAFTS und LORENZ (1944) betont. Nach diesen Autoren ist das Verhältnis Kohlenstoff/Stickstoff in den Kürbisfrüchten 3—6mal größer als im Siebröhrensaft. Sein höherer N-Gehalt hängt wahrscheinlich mit dem Wandel, den das Protoplasma reifender Siebröhren erfährt, zusammen (CRAFTS 1948). Phloemausscheidungen geben also kein wahres Bild vom Assimilatstrom.

A. SCHUMACHER (1948) glaubt aus ihren anatomischen Studien, die sie durch Versuche über Fluoreszeinwanderung ergänzte, Schlüsse gegen die Massenströmung und für eine molekulare Ausbreitung im Plasma ziehen zu können. Obwohl sich der relative Leitungsquerschnitt in den basalen Siebröhren des Sprosses erweiterte, und obwohl sich der Farbstoff bei seinem Vordringen laufend verdünnte, fand sie eine Erhöhung der Geschwindigkeit der Farbstoffbewegung nach der Basis zu. Dieser Befund ist bei Annahme eines spreitungsähnlichen Mechanismus nicht zu verstehen. Aber wenn wir annehmen, daß die gemessene Querschnittsfläche der Siebröhren gar nicht immer mit der der tatsächlich ableitenden Siebröhren übereinstimmt und daß außerdem ein Wasseraustausch zwischen Phloem und Xylem leicht möglich ist, darf vom Standpunkt der Massenströmungstheorie gar keine strenge Beziehung zwischen Geschwindigkeit und relativer Leitfläche erwartet werden.

Auch ihre Fluoreszeinversuche zur „Polarität" der Stoffbewegung erklären sich zwanglos. Der Farbstoff wanderte auch dann noch in die Frucht- und Blütenstiele von *Bryonia dioica* ein, wenn Früchte und Blüten entfernt waren. Was sie als Nachwirkung der ehemaligen Bedarfszentren für Assimilate bezeichnet, muß auf Grund der vorliegenden Arbeit folgendermaßen erklärt werden: 1. Durch den Anschnitt des Siebröhrensystems wird ein Turgorgefälle in Richtung der Schnittwunde geschaffen, das den Farbstoff richtet. Trotz A. SCHUMACHERS Bedenken muß mit dieser Möglichkeit gerechnet werden (vgl. S. 413 dieser Arbeit). 2. Die Wundfläche ist eine Stelle erhöhten Wasserverlustes des Stielgewebes durch die Transpiration. Dadurch wird ebenfalls das Turgorgefälle in den Siebröhren beeinflußt (vgl. S. 416 dieser Arbeit).

Ihre Ergebnisse liefern daher kein stichhaltiges Argument gegen die Massenströmungstheorie.

Schließlich soll hier ein Teil der Befunde W. SCHUMACHERS (1950) auf Grund eigener Erfahrungen diskutiert werden. Seine übrigen Versuchsdaten werde ich weiter unten zusammen mit den dazu passenden eigenen Experimenten besprechen.

Er führt die Ableitung des Farbstoffes aus abgeschnittenen welken Blättern gegen eine Beteiligung von Druck- und Saugströmungen an. Ob wir aber an ganzen Pflanzen oder abgeschnittenen Blättern experimentieren, ist für die Annahme eines Kreislaufes, in dem Druck- und Saugkräfte tätig sind, gleichgültig, wenn wir der Tatsache Rechnung tragen, daß der Blattstiel von *Pelargonium* als Speicherorgan zu fungieren vermag. In abgeschnittenen Blättern wird lediglich das System verkürzt. Assimilate stehen auch in welkenden Blättern zur Ableitung reichlich zur Verfügung. Wenn wir den Ort, von dem aus Druck- und Saugkräfte die Assimilate in Bewegung setzen, von den Assimilationszellen in die Leitbahnen selbst verlegen (s. oben S. 432 ff), dann gelten alle Überlegungen MÜNCHS und FREY-WYSSLINGS (1932) bezüglich der Massenströmung auch für abgeschnittene welkende Blätter.

Daß das Fehlen eines Flüssigkeitsaustrittes am Stielende auch bei vollständig verstopften Gefäßen nichts gegen die Theorie der Lösungsströmung beweist, ja nicht einmal unter den von SCHUMACHER gewählten Bedingungen erwartet werden darf, ist in dieser Arbeit dargelegt worden.

Auf ein Mißverständnis SCHUMACHERS über die Vorstellung, die man sich vom Standpunkt der Massenströmungstheorie über die Farbstoffausbreitung in den Siebröhren zu machen hat, muß hier hingewiesen werden. Er vertritt die Ansicht (1933, S. 711; 1950, S. 632, 633), daß nach der Theorie MÜNCHS die Substanz am Ort ihres Eindringens eine so hohe osmotische Wirksamkeit entfalten müßte, daß sie nach Wasseransaugung die treibende Kraft ihrer eigenen Bewegung liefert. Die wirklich gelösten Farbstoffmolekeln haben aber sicher nur einen ganz unbedeutenden Effekt; die Hauptmenge des in den Schnitten sichtbaren Farbstoffes ist ja adsorbiert. Ich glaube, daß kein Vertreter der Massenströmungstheorie diese Kraft ernstlich in Anspruch nimmt. Für sie ist der Farbstoff lediglich passiv mitgeschleppter Indikator. Der Bewegungsmechanismus wird an ganz anderer Stelle angenommen.

Der „polare" Zuckertransport, den nach PHILLIS und MASON (1933) auch andere Autoren beschreiben (LEONARD 1939, LOOMIS 1945, WILLAM 1945), wurde bisher nur für die Einwanderung der Zucker aus den Assimilationszellen in die Siebröhren behauptet und ist nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit kein Argument mehr gegen die Vorstellung einer Massenströmung in den Siebröhren.

Die verschiedenen Angaben über eine Hemmung der Assimilatleitung durch örtlichen Sauerstoffentzug (Curtis 1929, Curtis und Herty 1936, Mason und Phillis 1936, Curtis und Mason, zit. nach Huber 1936) sind zwar schon älter als die Arbeit Rouschals, ihre Bedeutung für die Theorien der Assimilatleitung bedarf aber noch der Diskussion an dieser Stelle. Sie zwingen meines Erachtens nicht zu der Annahme, daß der Stofftransport mit atmungsabhängigen Prozessen in der Leitbahn selbst gekoppelt ist. Die Schwierigkeit der Versuchsbedingungen legt auch eine Reizung oder Schädigung der betreffenden Rindenabschnitte als Deutung nahe, wodurch es zu einem Leck in der Leitbahn kommen kann.

Es ist ferner nicht ausgeschlossen, daß bei einwandfreier Präparation weitere Faktoren eine entscheidende Rolle spielen. Bei den Infiltrationsversuchen mit Wasser (S. 402) wurde als wesentlicher Hemmungsfaktor für die Farbstoffableitung eine Ansäuerung durch CO_2-Stauung als wahrscheinlich angenommen. In der Rinde könnte bei Hemmung des Gasstoffwechsels eine derartige lokale Azidifizierung die Rindenparenchymzellen zum Speichern der ankommenden Kohlenhydrate veranlassen. Die Zuckeranalyse der betreffenden Gewebestreifen müßte dann eine Hemmung des Ableitungsvorganges *vortäuschen*. Die Viskositätserhöhung durch die Ansäuerung könnte aber in manchen Fällen auch *direkt* die Wegsamkeit der Siebröhren beeinflussen.

Aus den Befunden anderer Autoren erhält die Massenströmungstheorie eindeutige Stützen.

Bauer (1949) fand das Fluoreszein (bzw. Berberinsulfat) außer im Plasma *auch* in der Vakuole. Er beobachtete den Ausbreitungsvorgang direkt unter dem Mikroskop und schloß daraus, daß der Zellsaftraum die Wanderbahn der Farbstoffe und damit auch der Assimilate ist.

Bonner (1944) teilt mit, daß Aneurin, Pyridoxin, Pantothensäure, Riboflavin, Rohrzucker und Stickstoffverbindungen gleichsinnig wandern, ein Befund, der am besten durch die Annahme einer Massenströmung erklärt wird.

In derselben Richtung liegen Versuche mit 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D), einem Stoff, dessen Wanderung in den Pflanzen gemessen werden kann, ohne daß sie bei der Untersuchung geschnitten zu werden brauchen. Zur Erkennung der Wanderung dienen Wachstumseffekte. In diesem Punkt ist die Substanz den Fluorochromen überlegen, die aber ihrerseits den Vorzug haben, daß die Lokalisation des Wanderweges mit größerer Schärfe bestimmt werden kann. Die Ergebnisse der zahlreichen Autoren (Mitchell und Brown 1946, Weaver und de Rose 1946, Rice 1948, Linder, Brown und Mitchell 1949, Rohrbaugh und Rice 1949, Weintraub und Brown 1950, Davis und Smith 1950, Day 1950) können summarisch behandelt werden, da sie

alle zu einer prinzipiell gleichen Schlußfolgerung geführt haben: 2,4-D wandert in strenger Abhängigkeit von einer gleichzeitigen Assimilatleitung. Gefördert wird die Wanderung durch Belichtung oder durch Zuckerfütterung im Dunkeln. Die Aufnahme von 2,4-D in das Blatt ist unabhängig von der Belichtung. Die Wanderungsgeschwindigkeit wurde zwischen 12 und 106 cm Std bestimmt. Sie ist nicht merklich abhängig von der Konzentration. Dieses Verhalten zeigen auch zahlreiche andere synthetische wuchsstoffaktive Substanzen und, wie die vorliegende Arbeit zeigt, auch Fluoreszein.

Die meisten Unstimmigkeiten in der Ausdeutung der Befunde der einzelnen Autoren sind wohl daraus zu erklären, daß die Basis der Experimente zu schmal war, um eine Entscheidung über die Richtigkeit einer der Theorien fällen zu können. Es war daher notwendig, das Problem von mehreren Seiten unter einheitlichen Gesichtspunkten anzufassen. Die Hauptergebnisse dieser Arbeit zum Siebröhrenproblem sind folgende:

1. Der Motor der beschleunigten Farbstoffbewegung sitzt in der Spreite, also räumlich getrennt von der Wanderbahn im Blattstiel.

Eine Entfernuug oder experimentelle Beeinflussung der Spreite wirkt sich tiefgreifend — je nach den Bedingungen fördernd oder hemmend — auf die Farbstoffausbreitung in den Siebröhren des Stieles aus. Nur die Massenströmungstheorie kann diese Befunde ohne Hilfshypothesen deuten.

2. Das Funktionieren dieses Motors hängt direkt von Assimilation, Zuckerfütterung, Kohlenhydrat- oder Eiweißmobilisation in der Spreite ab.

Für die Annahme einer Ausbreitung im Plasma sind diese Befunde schwer erklärlich und stehen im Gegensatz zu SCHUMACHERs (1937) Vorstellungen, daß die Stoffe in den Siebröhren unabhängig voneinander wandern. Für die Massenströmungstheorie bedeutet dagegen diese Abhängigkeit ein passives Mitgenommenwerden in einem Druckstrom, dessen Mechanismus in der Spreite sitzt.

3. Dieser Motor, nicht aber die Wanderbahn, ist atmungsempfindlich.

Diese Tatsache steht im engsten Zusammenhang mit der Korrektur, die an der MÜNCHschen Fassung der Massenströmungstheorie vorgenommen werden muß (S. 447). Sie bedeutet also keinen Einwand gegen das Prinzip der Massenströmung an sich.

4. Motor und Wanderbahn des Farbstoffes sind in unterschiedlichem Ausmaß kälteempfindlich.

Der Kälteeinfluß auf die *Spreite* dürfte sich zu einem großen Teil mit der Atmungshemmung decken, wenn auch natürlich mehr Prozesse temperatur- als atmungsempfindlich sind. In beiden Fällen ist die vitale Komponente der Stoffleitung getroffen worden.

Die Wirkung niedriger Temperaturen auf die *Wanderbahn* ist aber nicht als Stoffwechselbeeinflussung zu verstehen, einmal weil der Hemmungsgrad der Farbstoffausbreitung bei gleicher Temperatur wesentlich geringer ist als bei Unterkühlung der Spreite, zum anderen, weil die Siebröhren des Blattstieles von *Pelargonium* zwar temperatur-, aber nicht atmungsempfindlich sind. Die Zunahme der Viskosität von Plasma und Lösungsmittel mit fallender Temperatur (vgl. LEPESCHKIN 1938, HÖBER 1947) erklärt sowohl die Hemmung der Assimilat- als auch der Farbstoffableitung ausreichend.

5. Die Farbstoffausbreitung kann durch einen osmotischen Sog beschleunigt werden.

Während die bisher besprochenen Versuche die Massenströmungstheorie nur stark stützen, ist dieses Ergebnis *nur* unter der Voraussetzung einer Lösungsströmung im Lumen der Siebröhren zu erklären.

Damit ist a) eine große Längswegsamkeit auch *enger* Siebröhren für Farbstofflösungen sichergestellt; b) auf leichter zu reproduzierende Weise der Befund BAUERS (1949) bestätigt, daß sich der Farbstoff in seiner *gespeicherten* Phase im Plasma, in seiner *gelösten* Phase aber im Zellsaftraum befindet.

6. Die Richtung der Farbstoffwanderung ist willkürlich umkehrbar.

Wenn die Richtung der Farbstoffwanderung charakterisiert werden sollte, war es üblich, von der „Polarität" der Ausbreitung zu sprechen. Bei der Darstellung meiner Farbstoffversuche habe ich aber absichtlich diesen Ausdruck vermieden. Gar zu leicht verknüpft man mit diesem Begriff die allgemeinen Polaritätserscheinungen in der Pflanze und legt sich damit bewußt oder unbewußt auf ein bestimmtes Erklärungsschema fest.

Es besteht im Blattstiel in bezug auf die Farbstoffausbreitung keine Polarität, und es konnte kein Ventilmechanismus gefunden werden, der eine einseitige Ausbreitung begünstigen würde. Überall, wo die Richtung der Farbstoffausbreitung experimentell beeinflußt werden konnte, lag dieser „Polarität" ein Turgor- oder Saugkraftgefälle zugrunde. Diese Tatsachen müssen als direkter Beweis für die Massenströmungstheorie gewertet werden.

An dieser Stelle soll zu den Versuchen SCHUMACHERS (1951) Stellung genommen werden, in denen er aus Beobachtungen über die Umkehr der Wanderungsrichtung des Farbstoffes die Massenströmungstheorie erneut ablehnt.

Es war nicht sehr glücklich, daß er diese Versuche an Blattnerven durchgeführt hat. Sie stellen, da sie noch mit den in sie einmündenden Nerven in Verbindung stehen, kein einfaches System dar. Das Problem, ob das Glycerin nur auf Grund einer schweren Reizwirkung auf das Plasma die Farbstoffumkehr bewirkt hat, ist hinfällig geworden. Denn

auch Rohrzucker, Glucose und KNO_3 können, sogar in hypotonischen Lösungen, in geeigneter Versuchsanstellung die Farbstoffrichtung osmotisch beeinflussen. De Frage heißt also nicht, warum ging es mit Glycerin, sondern warum hatte SCHUMACHER mit Rohrzucker keinen Erfolg.

Die Verwendung hypertonischer Lösungen muß überhaupt beanstandet werden. Der Gedanke, mit recht kräftigen Mitteln deutlichere Effekte zu erzielen, führt nicht immer zum Erfolg. Man muß doch bedenken, daß ein plasmolytisches Experiment einen schweren pathologischen Eingriff darstellt. Bei Schrumpfung der Protoplasten durch die spontane Entwässerung kann es sogar zu einer Abdichtung gegenüber dem Vordringen des Plasmolytikums kommen, so daß sich die Saugung nicht sehr tief in das Gewebe fortzusetzen braucht. Wenn wir diese Gedankengänge auf die lokal plasmolysierten Blattnerven übertragen, dann erscheint ein Weitergehen der Druckströmung aus den zwischen Plasmolyse- und Farbstoffstelle einmündenden Seitennerven noch durchaus möglich.

Vergleicht man makroskopisch Nerven, die an einer kleinen Stelle mit a) konzentrierter Zuckerlösung und b) konzentrierter Glycerinlösung behandelt wurden, dann fällt auf, daß sich die Glycerinwirkung viel weiter ausdehnt; die Nerven sind auf einer größeren Strecke durch Wasserverlust eingedellt. Es ist also doch der um vieles stärkeren Saugung des konzentrierten Glycerins zu verdanken, daß sich der Farbstoff in Richtung der Saugstelle bewegte. Man könnte sich vorstellen, daß sich der Wasserentzug auch über die Parenchymzellen der Nerven so weit fortgesetzt hat, daß der Sog seitlich an den noch intakten Siebröhren angesetzt hat.

Danach hat aber SCHUMACHER den ersten gelungenen Versuch ausgeführt, in dem die Farbstoffbewegung in den Siebröhren von *Pelargonium* osmotisch beeinflußt wurde. Leider sind die Verhältnisse in dem gewählten System so unübersichtlich, daß der Autor selbst die kausalen Zusammenhänge nicht übersehen hat. Auch die Modifikation seiner Versuche, den Farbstoff gleichzeitig mit einer zweimolaren Zuckerlösung zu bieten, spricht bei näherem Zusehen nicht gegen eine Massenströmung und für eine Plasmawanderung, da wohl sicher an der Einbringungsstelle die Siebröhren entweder tot waren oder doch ihren plasmatischen Zusammenhang verloren hatten. Auch eine Theorie der Plasmawanderung verlangt intakte Zellen, in denen die plasmatische Kontinuität von Siebzelle zu Siebzelle gewahrt bleibt. Es ist also wohl in jedem Falle (auch bei Ableitung im Plasma) so, daß der Farbstoff nicht unmittelbar an der Zuckerstelle die noch intakten Siebröhren gefärbt hatte, sondern daß er eine bestimmte Strecke diffundieren mußte,

ehe er von Siebzellen aufgenommen wurde, deren Lebenszustand eine Ableitung gestattete.

SCHUMACHERs Versuche mit Blättern, denen er zwischen den Nerven fast das ganze Assimilationsgewebe herausgeschnitten hatte, oder mit Blattstielstümpfen, deren Spreite entfernt war, bieten nur dann etwas Rätselhaftes, wenn man auf der Auffassung beharrt, daß der Farbstoff sich im Plasma ausbreitet. Sie ähneln im Prinzip sehr den in dieser Arbeit vorgelegten Experimenten, und SCHUMACHER war gerade mit diesen Befunden einer Deutung der Farbstoffausbreitung als Lösungsströmung sehr nahe.

Bei der Nacharbeitung dieser Experimente habe ich eine völlige Strömungsumkehr zu den Nervenendigungen nur dann gefunden, wenn die Nerven bei der Präparation ausreichend Wasser verloren hatten, nie aber, wenn die Nerven vor der Farbstoffgabe längere Zeit unter Wasser getaucht wurden. Es waren also auch hier Saugkräfte, die den Farbstoff richteten.

Bleibt dagegen das verstümmelte Blatt an der Pflanze, dann ist der Sog, der an den Verbrauchsorten der Assimilate auf die Siebröhren ausgeübt wird, etwa demjenigen zu vergleichen, den ich im Modellversuch am abgeschnittenen Blatt durch einseitige schwache Zuckerlösung erzielte.

Auch alle Umkehrexperimente SCHUMACHERs *werden nur durch die Massenströmungstheorie sinnvoll erklärt.*

7. Die Massenströmungstheorie wird den neuen Tatsachen angepaßt.

In der Literatur und in dieser Arbeit wurden Ergebnisse beschrieben, die sich in die ursprüngliche Konzeption MÜNCHs nicht einordnen lassen. Damit ist aber nicht, wie gelegentlich angenommen, die Massenströmungstheorie als solche erledigt. Die MÜNCHsche Fassung ist nicht die einzig mögliche. Darauf hatte schon BAUER (1949) hingewiesen, aber die nach dem damaligen Stand der Forschung vorgeschlagene Arbeitshypothese muß durch die vorliegende Arbeit als überholt angesehen werden.

Die hauptsächlichste Korrektur der MÜNCHschen Theorie betrifft die Wanderung der Assimilate im Blatt und ihre Überführung in die Fernleitbahnen.

a) Die Einwanderung der Assimilate in die Siebröhren.

Für die Kohlenhydrate muß angenommen werden, daß Phosphorylierungs- und Dephosphorylierungsvorgänge bei der Einwanderung in die Siebröhren eine Rolle spielen. Diese Annahme ist durch den Phosphatasenachweis in unmittelbarer Nachbarschaft der Siebröhren sicher begründet und findet ihre Stütze in entsprechenden Befunden der tierischen Physiologie, daß die proximalen Nierentubuli, in denen

die Zuckerrückresorption stattfindet, sehr reich an Phosphatase sind (GOMORI 1933, KRITZLER und GUTMAN 1941, zit. nach HÖBER 1947).

Ob die Zucker in phosphorylierter oder freier Form durch das Blattparenchym wandern, ist unbekannt. Als weitere Möglichkeit wäre ferner ernsthaft in Betracht zu ziehen, daß die Zucker von Zelle zu Zelle durch das Zusammenwirken von Phosphorylierung und Dephosphorylierung weitergegeben werden. Damit wäre die Schwierigkeit behoben, die sich aus der bekannten Tatsache ergibt, daß das reine Permeationsvermögen der Zucker sehr gering ist. Der Mechanismus, der die Auffüllung der Siebröhren besorgt, und der durch die hohe Phosphataseaktivität in Siebröhrennähe charakterisiert ist, wäre dann keine grundsätzliche Neuerwerbung des betreffenden Gewebes, sondern nur die Steigerung einer allgemeinen Zellpotenz.

Die „polare" Einwanderung in die Siebröhren ist durch die asymmetrische Verteilung der Orte vorwiegender Phosphorylierung und Dephosphorylierung gewährleistet. Wenn die Rückdiffusion erschwert ist — was wahrscheinlich ist — kommt es auf diese Weise zu einer Anreicherung von Kohlenhydraten in den Siebröhren. Allerdings komplizieren sich die Verhältnisse dadurch, daß im Phloem eine Umwandlung der Monosaccharide in Rohrzucker gefordert werden muß (ENGARD 1939, WILLAM 1945, WANNER 1952).

Wahrscheinlich darf man auch für die Einwanderung der Eiweißbausteine in die Siebröhren einen ähnlichen Mechanismus annehmen.

b) Die Druck-Saugpumpe.

Auch wenn wir mit SCHUMACHER den Zellsaft der Siebröhren nur als Exkret- bzw. Reservestoffbehälter gelten lassen wollten, müßte sich der Inhalt bei einseitiger Zunahme des Saugpotentials wegen der hohen Längswegsamkeit der Siebzellen zwangsläufig in Bewegung setzen. Dabei wirken in der intakten Pflanze Saug- und Druckkräfte gleichzeitig. In den Versuchen mit abgeschnittenen Blättern bzw. Blattstielen wurde durch Wasserversorgung von der Basis her der Kohäsionszug des Xylemwassers auf die benachbarten Siebröhrenzüge ausgeschaltet, so daß Druck- und Saugstrom getrennt studiert werden konnten. Wurde dagegen der Wassernachschub unterbunden, wirkten Druck- und Saugkräfte auch im verkürzten System der isolierten Blätter zusammen. Der dadurch bedingte Wasserkreislauf wurde in der Weise nachgewiesen, daß stets — auch in leicht angewelkten Blättern — ein Absteigen des Farbstoffes im Phloem mit einem deutlichen Aufsteigen im Xylem verbunden war.

Auf Grund der histochemischen Befunde (vgl. Abb. 10 und 11) befindet sich das Ende der „polaren" Transportstrecke in den Übergangs-

und Geleitzellen der Blattnerven. In ihnen findet auch primär die Anreicherung der dephosphorylierten Zucker statt. Doch besitzen sie wegen ihres hohen Plasmagehaltes wenig freies Lösungswasser, so daß in ihnen die Druckströmung im Sinne MÜNCHs nur zum kleineren Teil aufgenommen werden kann. In welcher Weise sie die Hauptmenge des Zuckers in die Siebröhren abgeben, ist noch nicht bekannt. Bei der kurzen Transportstrecke wäre die Diffusion schon leistungsfähig genug, um in den Siebröhren rasch einen weitgehenden Konzentrationsausgleich herbeizuführen. *Der Turgormechanismus liegt demnach im Siebteil der feinen Blattnerven; an ihm sind Übergangs- und Geleitzellen, wahrscheinlich aber vor allem die Siebröhren selbst beteiligt.*

Darüber hinaus haben die Versuche an isolierten Blattstielen gezeigt, daß unter geeigneten Bedingungen auch in den großen Leitbündeln eine Zuckereinwanderung über die Ausgangskonzentration stattfinden kann.

Mit den Untersuchungen dieser Arbeit hoffe ich, in die Verworrenheit des Stoffleitungsproblems einige Klarheit gebracht zu haben. Es wurden sowohl für die Wanderung der Farbstoffe in den Membranen der Parenchyme als auch im Lumen der Siebröhren einheitliche, leicht zu überschauende Prinzipien herausgearbeitet. In beiden Fällen ist die beschleunigte Farbstoffbewegung eine Massenströmung. Die Feinanalyse des Siebröhrenproblems bietet noch ein weites Arbeitsfeld, aber die Sicherheit der theoretischen Grundlagen ist nunmehr doch so groß, daß man voraussagen kann, daß auch noch schwer angreifbare Teilfragen, wie die Stoffleitung in entgegengesetzten Richtungen, sich in die Massenströmungstheorie einordnen lassen müssen.

Literatur.

BAMANN, E., u. K. MYRBÄCK: Die Methoden der Fermentforschung, Bd. 2. Leipzig 1941. — BAUER, L.: Über den Wanderungsweg fluoreszierender Farbstoffe in den Siebröhren. Planta (Berl.) **37**, 221 (1949). — Über den Wasserhaushalt der Submersen. I. Zur Frage der Saugkräfte der Submersen. Protoplasma (Wien) **41**, 178 (1952a). — Zur Mechanik der Stoffwanderung in den Siebröhren. Naturwiss. **39**, 207 (1952b). — BONNER, J.: Accumulation of various substances in girdled stems of tomato plants. Amer. J. Bot. **31**, 551 (1944). — BOTH, M. P.: Stoffwanderung in einfachen Systemen. Rec. Trav. bot. néerl. **34**, 1 (1937). — BREWIG, A.: Beobachtungen über den Einfluß der Sproßsaugung auf die Stoffdurchlässigkeit der Wurzeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 80 (1936). — Permeabilitätsänderungen der Wurzelgewebe, die vom Sproß beeinflußt werden. Z. Bot. **31**, 481 (1937). — Auslösung leichter Wasserdurchlässigkeit an Wurzeln von *Vicia faba*. Planta (Berl.) **29**, 341 (1939). — BÜNNING, E.: Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Z. Bot. **37**, 434 (1942). — BUHMANN, A.: Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Protoplasma (Wien) **23**, 579 (1935). — CLEMENTS, H. F.: Movement of organic solutes in the sausage tree, *Kigelia africana*. Plant Physiol.

15, 689 (1940). — COLLANDER, R., u. A. HOLMSTRÖM: Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens pflanzlicher Zellen — ein Beispiel der adenoiden Tätigkeit der Protoplasten. Acta Soc. Fauna et Flora fenn. **60**, 129 (1937). — COLWELL, R. N.: Translocation in plants with special reference to the mechanism of phloem transport as indicated by studies on phloem exudation and on the movement of radioactive phosphorus. Ph. D. Thesis Univ. Cal. 1942. Zit. nach CRAFTS, Bot. Review **17**, 203 (1951). — CRAFTS, A. S.: Translocation in plants. Plant Physiol. **13**, 791 (1938). — Movement of viruses, auxins, and chemical indicators in plants. Bot. Review **5**, 471 (1939). — Movement of materials in phloem as influenced by the porous nature of the tissues. Faraday Soc. Disc. **3**, 153 (1948). — Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. Bot. Review **17**, 203 (1951). — CRAFTS, A. S., and O. A. LORENZ: Composition of fruits and phloem exudate of cucurbits. Plant Physiol. **19**, 326 (1944). — CURTIS, O. F.: Studies on solute translocation in plants. Experiments indicating that translocation is dependent on the activity of living cells. Amer. J. Bot. **16**, 154 (1929). — The Translocation of Solutes in Plants. New York u. London 1935. — CURTIS, O. F., and S. D. HERTY: The effect of temperature on translocation from leaves. Amer. J. Bot. **23**, 528 (1936). — DAVIS, G. E., and O. SMITH: Physiological studies on the toxicity of 2,4-D. N. E. Weed Control. Conf. 4. Ann. Proc. 92, 1950. Zit. nach CRAFTS, Bot. Review **17**, 203 (1951). — DAY, B. E.: Absorption and translocation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by bean plants. Ph. D. Diss. Univ. Cal. Davis, Cal. 1950. Zit. nach CRAFTS, Bot. Review **17**, 203 (1951). — DÖRING, H.: Versuche über die Aufnahme fluoreszierender Stoffe in lebende Pflanzenzellen. Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 415 (1935). — DRAWERT, H.: Beiträge zur Vitalfärbung pflanzlicher Zellen. Protoplasma (Wien) **40**, 85 (1951). — ENGARD, C. J.: Translocation of carbohydrates in the Cuthbert raspberry. Bot. Gaz. **100**, 439 (1939). — ESAU, K.: Development and structure of the phloem tissue. Bot. Review **5**, 373 (1939). — Development and structure of the phloem tissue. II. Bot. Review **16**, 67 (1950). — Fiat Review of German Science. Dtsch. Ausg. 52/I. Herausgeg. von E. BÜNNING u. A. KÜHN. Wiesbaden 1948. — FISCHER, A.: Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Leipzig 1884. — Über den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze. Ber. dtsch. bot. Ges. **3**, 230 (1885a). — Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter. Ber. math.-physik. Cl. sächs. Akad. Wiss. **37**, 245 (1885b). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren. Ber. math.-physik. Cl. sächs. Akad. Wiss. **38**, 291 (1886). — FREY-WYSSLING, A.: Der Milchsaftergu ß von *Hevea brasiliensis* als Blutungserscheinung. Jb. Bot. **77**, 560 (1932). — GESSNER, F.: Untersuchungen über die Beziehung zwischen Wurzeldruck und Atmung. Ber. dtsch. bot. Ges. **59**, 169 (1941). — GLICK, D.: Techniques of Histo- and Cytochemistry. New York u. London 1949. — GLICK, D., and E. E. FISCHER: Studies in histochemistry. XVI. Methods for the histochemical localization of adenosintriphosphatase, thiaminpyrophosphatase and glycerophosphatase in grains and sprouts. Arch. of Biochem. **8**, 91 (1945). — GOMORI, G.: Microtechnical demonstration of phosphatase in tissue sections. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. **42**, 23 (1939). — Distribution of acid phosphatase in the tissues under normal an under pathologic conditions. Arch. of Path. **32**, 189 (1941). — HAECKEL, A.: Beitrag zur Kenntnis der Pollenfermente. Planta (Berl.) **39**, 431 (1951). — HAINES, F. M.: Transpiration and pressure deficit. IV. Ann. of Bot. **50**, 283 (1936). — HEWITT, S. P., and O. F. CURTIS: The effect of temperature on loss of dry matter and carbohydrate from leaves by respiration and translocation. Amer. J. Bot. **35**, 746 (1948). — HÖBER, R.: Physikalische Chemie der Zellen und Gewebe. Bern 1947. — HÖFLER, K.: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. dtsch, bot. Ges. **50** (53) (1932). — HONERT, T. H. VAN DEN: On the mechanism of the transport of organic materials in plants. Proc. Roy. Acad.

Sci. Amsterdam **35**, 1104 (1932). — HUBER, B.: Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. Bot. **5**, 172 (1936); **6**, 151 (1937). — HÜLSBRUCH, M.: Fluoreszenzoptische Untersuchungen über den Wasserweg in der Wurzel. Planta (Berl.) **34**, 221 (1944). — HUMPHRIES, E. C.: The effects on the rates of transpiration and absorption of small variations in the pressure in the xylem tracts. Ann. of Bot., N. S. **2**, 665 (1938). — KALLMEYER, M.: Lumineszenzmikroskopische Untersuchungen an Haaren und Spaltöffnungen. Diss. Jena 1947. — KROSSING, G.: Versuche zur Lokalisation einiger Fermente in den verschiedenen Zellbestandteilen der Spinatblätter. Biochem. Z. **305**, 359 (1940). — LAKON, G.: Topographischer Nachweis der Keimfähigkeit der Getreidefrüchte durch Tetrazoliumsalze (vorl. Mitt.). Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 299 (1942a). — Topographischer Nachweis der Keimfähigkeit von Mais durch Tetrazoliumsalze. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 434 (1942b). — LEONARD, O. A.: Transformation of sugars in sugar beet and corn leaves and invertase activity. Amer. J. Bot. **25**, 78 (1938). — Translocation of carbohydrates in the sugar beet. Plant Physiol. **14**, 55 (1939). — LEPESCHKIN, W. W.: Kolloidchemie des Protoplasmas. Dresden u. Leipzig 1938. — LINDER, P. J., J. W. BROWN and J. W. MITCHELL: Movement of externally applied phenoxy compounds in bean plants in relation to conditions favoring carbohydrate translocation. Bot. Gaz. **110**, 628 (1949). — LOOMIS, W. E.: Translocation of carbohydrates in maize. Science (Lancaster, Pa.) **101**, 398 (1945). — MANGHAM, S. M.: On the mechanism of translocation in plant tissues. An hypothesis with special reference to sugar conduction in sieve tubes. Ann. of Bot. **31**, 293 (1917). — MASON, T. G., and E. PHILLIS: Further studies on transport in the cotton plant. V. Oxygen supply and the activation of diffusion. Ann. of Bot. **50**, 455 (1936). — MASON, T. G., and E. PHILLIS: The migration of solutes. Bot. Review **3**, 47 (1937). MAXIMOV, N. A.: Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin 1951. — MITCHELL, J. W., and J. W. BROWN: Movement of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid stimulus and its relation to the translocation of organic food materials in plants. Bot. Gaz. **107**, 393 (1946). — MOLOTKOWSKY, G. CH.: Kontrollversuche zur Theorie von MÜNCH. J. Bot. USSR. **19**, 225 (1934). Zit. nach HUBER, Fortschr. Bot. **6**, 151 (1937). — MÜNCH, E.: Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930. — OPPENHEIMER, H. R.: Über Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichsten Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Zellsäfte. Planta (Berl.) **16**, 467 (1932). — PAECH, K.: Stoffwechsel organischer Verbindungen. II. Fortschr. Bot. **12**, 287 (1949). — Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1950. — PERNER, E. S.: Die intravitale Aufnahme und Speicherung sulfosaurer Fluorochrome durch die obere Zwiebelschuppenepidermis von *Allium cepa*. Protoplasma (Wien) **39**, 180 (1950). — PFEFFER, W.: Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877. — PFEIFFER, M.: Die Verteilung der osmotischen Werte im Baum im Hinblick auf die MÜNCHsche Druckstromtheorie. Flora (Jena) **132**, 1 (1938). — PHILLIS, E., and T. G. MASON: The polar distribution of sugar in the foliage leaf. Ann. of Bot. **47**, 585 (1933). — POST, J. J.: Anleitung zur Planung und Auswertung von Feldversuchen mit Hilfe der Varianzanalyse. Aus dem Niederländischen übersetzt von C. HARTE. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1952. — RENNER, O.: Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora (Jena) **100**, 451 (1910). — Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora (Jena) **103**, 171 (1911). — Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biol. Zbl. **32**, 486 (1912a). — Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. I. Der Druck in den Leitbahnen von Freilandpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **30**, 576 (1912b). — Wasserversorgung der Pflanzen. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 10, S. 538. 1915a. — Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jb. Bot. **56**, 617 (1915b). — RICE, E. L.: Absorption and translocation of ammo-

nium 2,4-dichlorophenoxyacetate by bean plants. Bot. Gaz. **109**, 301 (1948). — ROECKL, B.: Nachweis eines Konzentrationshubs zwischen Palisadenzellen und Siebröhren. Planta (Berl.) **36**, 530 (1949). — ROHRBAUGH, L. M., and E. L. RICE: Effect of application of sugar on the translocation of sodium 2,4-dichlorophenoxyacetate by bean plants in the dark. Bot. Gaz. **110**, 85 (1949). — ROUSCHAL, E.: Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren Flora (Jena) **135**, 135 (1942). — SACHS, J.: Beobachtungen und Ansichten über den absteigenden Saft. Krit. Bl. Forst- u. Jagdwiss. **45**, 70 (1862). — Über die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora (Jena) **21**, 33 (1863). — Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. In Handbuch der physiologischen Botanik von W. HOFMEISTER, Bd. 4. Leipzig 1865. — SCHMIDT, E. W.: Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen. Jena 1917. — SCHUMACHER, A.: Beitrag zur Kenntnis des Stofftransportes in dem Siebröhrensystem höherer Pflanzen. Planta (Berl.) **35**, 642 (1948). — SCHUMACHER, W.: Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leitbündeln höherer Pflanzen. Jb. Bot. **73**, 770 (1930). — Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Jb. Bot. **77**, 685 (1933). — Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Haaren von *Cucurbita pepo*. Jb. Bot. **82**, 507 (1936). — Weitere Untersuchungen über die Wanderung von Farbstoffen in den Siebröhren. Jb. Bot. **85**, 422 (1937). — Zur Frage nach den Stoffbewegungen im Pflanzenkörper. Naturwiss. **34**, 176 (1947). — Zur Bewegung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Planta (Berl.) **37**, 626 (1950). — SMALL, J.: Technique for the observation of protoplasmic streaming in sieve tubes. New Phytologist **38**, 176 (1939). — STREET, H. E., and J. S. LOWE: The carbohydrate nutrition of tomato roots. II. The mechanism of sucrose absorption by excised roots. Ann. of Bot., N. S. **14**, 307 (1950). — STRUGGER, S.: Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Speicherung und Wanderung des Fluoreszeinkaliums in pflanzlichen Geweben. Flora (Jena) **132**, 253 (1938a). — Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. I. Die Methode und die ersten Beobachtungen. Flora (Jena) **133**, 56 (1938b). — Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. 2. Die Eigenschaften des Berberinsulfats und seine Speicherung durch lebende Zellen. Biol. Zbl. **59**, 274 (1939a). — Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. 3. Untersuchungen an *Helxine Soleirolii* Req. Biol. Zbl. **59**, 409 (1939b). — Der aufsteigende Saftstrom in der Pflanze. I. Die Bedeutung der Arbeiten OTTO RENNERS für den Ausbau der Kohäsionstheorie. II. Die Analyse der extrafaszikulären Komponente des Saftstromes. Naturwiss. **31**, 181 (1943). — TAKAMATSU, H.: Histologische und biochemische Studien über die Phosphatase. Histochemische Untersuchungsmethodik der Phosphatase und deren Verteilung in verschiedenen Organen und Geweben. Trans. Soc. Path. Jap. **29**, 429 (1939). — TINGLEY, M. A.: Concentration gradients in plant exudates with reference to the mechanism of translocation. Amer. J. Bot. **31**, 30 (1944). — TRÖNDLE, A.: Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes. Ber. dtsch. bot. Ges. **27**, 71 (1909). — TUNMANN, O., u. L. ROSENTHALER: Pflanzenmikrochemie, 2. Aufl. Berlin 1931. — URSPRUNG, A.: Die Messung der osmotischen Zustandsgrößen pflanzlicher Zellen und Gewebe. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von E. ABDERHALDEN, Abt. XI, Teil 4, II. 1939. — URSPRUNG, A., u. G. BLUM: Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**, 88 (1916). — Zur Kenntnis der Saugkraft. V. Eine Methode zur Bestimmung des Widerstandes, den der Boden der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegensetzt. Ber. dtsch. bot. Ges. **39**, 139 (1921). — VRIES, H. DE: Über die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasmas für den

Stofftransport in der Pflanze. Bot. Ztg **43**, 2 (1885). — WANNER, H.: Phosphatase-verteilung und Kohlenhydrattransport in der Pflanze. Planta (Berl.) **41**, 190 (1952). — WEAVER, R. J., and H. R. DE ROSE: Absorption and translocation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. **107**, 509 (1946). — WEEVERS, TH., u. J. WESTENBERG: Versuche zur Prüfung der MÜNCHschen Theorie der Stoff-bewegungen in der Pflanze. Proc. Roy. Acad. Sci. Amsterdam **34**, 1173 (1931). — WEINTRAUB, R. L., and J. W. BROWN: Translocation of exogenous growth regu-lators in the bean seedling. Plant Physiol. **25**, 140 (1950). — WENT, F. W.: Plant growth under controlled conditions. III. Correlation between various physiological processus and growth in the tomato plant. Amer. J. Bot. **31**, 597 (1944). — WENT, F. W., and R. ENGELSBERG: Plant growth under controlled conditions. VIII. Sucrose content of the tomato plant. Arch. of Biochem. **9**, 187 (1946). — WENT, F. W., and H. M. HULL: The effect of temperature upon translocation of carbohydrates in the tomato plant. Plant Physiol. **24**, 505 (1949). — WILLAM, A.: Translocation des glucides et origine du saccharose dans la betterave. Inst. Belge pour l'Amélior. de la Betterave. P. **13**, 256 (1945). Zit. nach CRAFTS, Bot. Review **17**, 203 (1951). — YIN, H. C.: A histochemical study of the distribution of phosphatase in plant tissues. New Phytologist **44**, 191 (1945). — ZIEGEN-SPECK, H.: Fluoroskopische Versuche an Blättern über Leitung, Transpiration und Abscheidung von Wasser. Biol. generalis (Wien) **18**, 254 (1945).

Dr. LEOPOLD BAUER, Tübingen, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 42, S. 452—460 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien.

ÜBER UNIFAZIALE GRIFFEL UND NARBEN.

Von

HERMA BAUM-LEINFELLNER.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. März 1953.)

Daß die Karpelle in der Regel einen unifazialen Stiel oder zumindest eine unifaziale Basalzone besitzen, ist bekannt. Daß sie aber daneben auch eine unifaziale Spitze entwickeln können, wurde bisher noch nicht festgestellt.

Nur WINKLER zieht eine solche Möglichkeit in Betracht, wenn er bei der Ableitung der schwanzförmigen Narbe von der Follikelnarbe einen — wie seine Abbildungen erkennen lassen, rein schematischen — Vorgang annimmt, der „zu vergleichen ist mit der von TROLL beschriebenen Entstehung des unifazialen Blattstiels aus dem bifazialen, nur daß bei der Narbe, im Gegensatz zum unifazialen Stiel, die Unterseite in dem Maße verschwindet wie die Oberseite an Raum gewinnt".

Diese Folgerung WINKLERs ist insofern in seinem Sinn folgerichtig, als er im Griffelbereich die papillöse Beschaffenheit als Kriterium für die Karpelloberseite ansieht. Die allseitig papillöse schwanzförmige Narbe kann demnach nur allseitig von der Karpelloberseite umschlossen werden, muß also invers unifazial [vgl. BAUM (2)] — oder wie LEINFELLNER (2) neuerdings sagt, superunifazial — gebaut sein. Wir wissen aber, daß die papillöse Beschaffenheit wohl an die Blattoberseite gebunden sein kann, keineswegs aber sein muß. LEINFELLNER (1) konnte z. B. an sekundär abgeflachten Karpellenden feststellen, daß auch die morphologische Karpellunterseite mit Papillen besetzt sein kann, wenn sie an der Bildung der inneren Narbenfläche teilnimmt. Die Auffassung WINKLERs von der invers unifazialen Natur der schwanzförmigen Narben kann also demnach nur dann aufrechterhalten werden, wenn auch noch andere Gründe, etwa der Gefäßbündelverlauf oder die Ontogenese, für sie sprechen.

Sehen wir uns daraufhin z. B. *Armeria juniperifolia* an, bei der zur Blütezeit die ganzen Griffel — 5 je Blüte — lange schwanzförmige, allseitig dicht mit Papillen besetzte Narben darstellen, die einen kreisrunden Querschnitt haben und nur von einem einzigen, schwachen Gefäßbündel durchzogen sind (Abb. 1a). Von einer Andeutung des Karpellrandes ist nichts zu sehen. Auch in einer sehr jungen Knospe sind die jetzt noch papillenlosen Griffel kreisrund (Abb. 1b; vgl. auch

die entsprechende Abbildung bei PAYER) und man kann deutlich beobachten, daß der Rand des dazugehörigen Karpells an der Basis des Griffels in Form einer schwach angedeuteten Querzone endet, also nicht in den Griffel selbst hinaufreicht. Dieses Verhalten erklärt sich bei der Präparation der Griffel einer noch jüngeren Knospe: hier zeigt sich nämlich, daß der Griffel aus der von Anfang an soliden, rundlichen

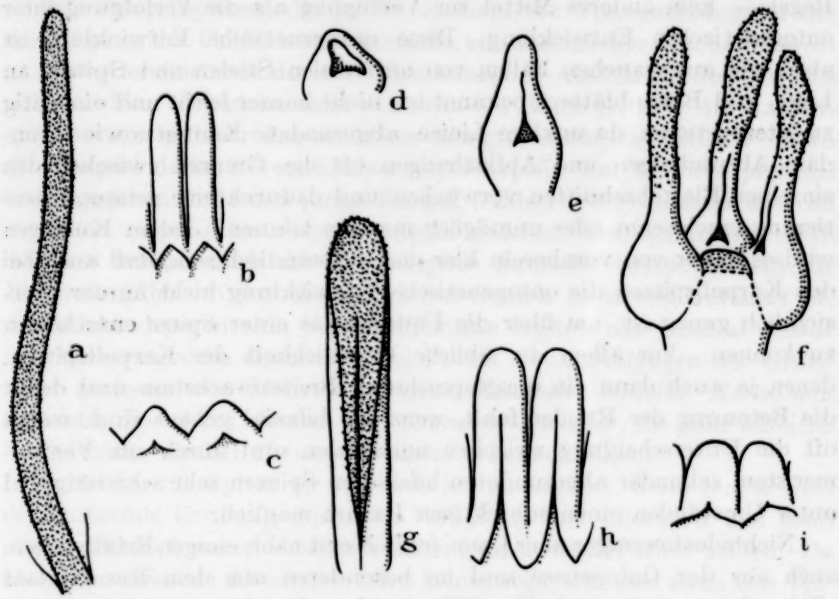

Abb. 1a—i. Ontogenetische Entwicklung der unifazialen Griffel von *Armeria juniperifolia* (a—c), *Coriaria japonica* (d—f) und *Viscaria alpina* (g—i). In allen Abbildungen sind ganze Karpelle, nur in a, g und h die Griffel allein gezeichnet, alle in Vorderansicht. Wo keine Narbenpapillen angedeutet sind, sind noch keine vorhanden. Die erwachsenen Stadien sind jeweils wesentlich schwächer als die jungen vergrößert.

und einheitlichen Spitze des Karpells hervorgeht und damit von Anfang an nicht in den Verlauf des Primordienrandes mit einbezogen ist, sondern über den Rand zu liegen kommt (Abb. 1c).

Daraus ergibt sich, daß die Griffel von *Armeria* mit ihrer schwanzförmigen Narbe tatsächlich unifazial gebaut sind — allerdings nicht wie WINKLER meint invers, sondern normal unifazial. Ganz so wie bei einer unifazialen Laubblattspitze dehnt sich auch hier nicht etwa die morphologische Oberseite des Karpells im Lauf der Ontogenese um die Rundung des Griffels nach hinten herum aus, sondern die morphologische Karpellunterseite umgibt von vornherein den Griffel allseitig. Die morphologische Karpelloberseite tritt erst in der Karpellhöhlung in Erscheinung. Die Papillen entwickeln sich hier also offensichtlich auf der Karpellunterseite; sie sind demnach für die Identifizierung der Karpelloberseite im Griffel- und Narbenbereich nicht geeignet.

Damit ist die Theorie WINKLERs von den invers unifazialen Narben wohl widerlegt; zugleich aber ist damit die Ausbildung von normal unifazialen Griffeln und Narben festgestellt und bedarf der näheren Untersuchung.

Dazu darf zunächst kurz folgendes bemerkt werden: zur Feststellung der Unifazialität in den Karpellspitzen steht uns — zumindest in der Regel — kein anderes Mittel zur Verfügung als die Verfolgung ihrer ontogenetischen Entwicklung. Diese ontogenetische Entwicklung ist aber, wie aus manchen Fällen von unifazialen Stielen und Spitzen an Laub- und Blütenblättern bekannt ist, nicht immer leicht und eindeutig zu interpretieren, da unklare Linien, abgerundete Kanten sowie sekundäre Abrundungen und Abflachungen oft die Grenzen zwischen den einzelnen Blattabschnitten verwischen und dadurch eine genaue Orientierung erschweren oder unmöglich machen können. Jedem Kundigen wird es daher von vornherein klar und verständlich sein, daß auch bei den Karpellspitzen die ontogenetische Entwicklung nicht immer übersichtlich genug ist, um über die Unifazialität einer Spitze entscheiden zu können. Vor allem die übliche Rundlichkeit der Karpellspitzen, denen ja auch dann ein ausgesprochenes Breitenwachstum und damit die Betonung der Ränder fehlt, wenn sie bifazial gebaut sind, macht oft die Unterscheidung zwischen unifazialen und durch ein Ventralmeristem sekundär abgerundeten bifazialen Spitzen sehr schwierig und unter Umständen einen subjektiven Irrtum möglich.

Nichtsdestoweniger aber kann, freilich erst nach einigen Erfahrungen, auch aus der Ontogenese und im besonderen aus dem Randverlauf allein, also trotz der fehlenden Hilfe durch andere Untersuchungsmethoden, in vielen Fällen mit Sicherheit, in anderen mit großer Wahrscheinlichkeit entnommen werden, daß es sich um einwandfrei unifaziale Spitzen handelt, was ja keineswegs unserer Vorstellung von dem gleichen Bauplan von Laubblättern und Karpellen widerspricht, sondern sie im Gegenteil bestätigt.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen sind — in Hinblick auf das oben Gesagte — kritisch ausgewertet, sollen aber das Problem der Karpellspitzengestaltung nur aufzeigen und anschneiden. Zu seiner vollständigen Beurteilung sind wohl noch ausgedehnte Breitenuntersuchungen an einem großen Material notwendig, werden aber voraussichtlich an dem jetzigen Ergebnis nichts Prinzipielles ändern. — Daß für unseren Zweck ausschließlich monomere Griffel und Narben untersucht wurden, da sie allein als die Spitzen einzelner Karpelle für die Unifazialitätsforschung von Bedeutung sind, versteht sich wohl von selbst.

In Hinblick auf den bifazialen Bau der Karpellspreite und die gewöhnliche Entwicklung der Karpellspitze ist es von vornherein wahrscheinlich, daß ein Griffel, der wie bei *Armeria juniperifolia* in seiner

ganzen Länge unifazial gebaut ist, am Ende einer morphologischen Entwicklungsreihe steht, die ihren Ausgang von einem Griffel nimmt, der, wie etwa bei *Aconitum*, *Trollius* oder anderen Ranunculaceen und Rosaceen, in seiner ganzen Länge eingefaltet ist.

Diese Annahme wird bestätigt durch die ontogenetischen Beobachtungen an zahlreichen Griffeln, die ergeben, daß die Streckung der soliden Karpellspitzen, die ja die mechanische Voraussetzung für die Ausprägung der Unifazialität darstellt, ein zusätzlicher Wachstumsvorgang ist, der erst *nach* der normalen bifazialen Ausbildung des Karpells abläuft. Man vergleiche dazu auch das bei Baum (1) über die Karpellspitzen verschiedener Leguminosen Gesagte, sowie die Abb. 1d—f, wo als Beispiel dafür 3 verschieden alte Karpelle von *Coriaria japonica* wiedergegeben sind: das junge Karpell (Abb. 1d) ist wie etwa das von *Aconitum vulparia* bis zu seiner Spitze gefaltet; erst später (vgl. z. B. Abb. 1e) wächst auch die Karpellspitze ihrerseits weiter, so daß zur Blütezeit (Abb. 1f) der obere Teil des Griffels solid und unifazial ist, der untere dagegen eine enge Griffelrinne besitzt, also bifazial gebaut ist. Man vergleiche dazu auch bei Payer die Abbildungen der Griffel unter anderem von *Hibiscus syriacus*, *Kitaibelia vitifolia*, *Hermannia denudata*, *Portulacca oleracea* und *Convolvulus tricolor*, die ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Coriaria japonica* erkennen lassen.

Je früher die Spitze ihr Eigenwachstum beginnt, desto länger wird der unifaziale Griffelabschnitt im Verhältnis zum bifazialen und kann eben schließlich unter Umständen den ganzen Griffel allein bilden. Da aber der unifaziale Abschnitt dabei keineswegs, wie man nach den Verhältnissen bei *Armeria* oder auch *Coriaria* vermuten könnte, immer und an seiner ganzen Oberfläche mit Papillen besetzt ist, andererseits auch der bifaziale Abschnitt oft Papillen trägt, sind die beiden Abschnitte äußerlich und besonders im fertig entwickelten Zustand oft nicht genau voneinander abzugrenzen. Man vergleiche dazu nur z. B. den Griffel von *Lathyrus megalanthus* [Baum (1)], der nur eine kleine Papillenkappe an seinem äußersten Ende trägt, oder jene mancher Caryophyllaceen, etwa *Viscaria alpina*, *Cerastium arvense*, *Melandrium rubrum* oder *Arenaria Kotschyana*, bei denen die Papillen sowohl die Vorderseite des relativ kurzen unifazialen Abschnittes bedecken als auch zu beiden Seiten der Ventralrinne im bifazialen Abschnitt nach unten ziehen. Über die Ontogenese eines derartigen Caryophyllaceengriffels, die im Gegensatz zum fertigentwickelten Zustand die Grenze zwischen dem unifazialen und dem bifazialen Abschnitt sehr wohl erkennen läßt, orientiert die Abb. 1g—i.

Abgesehen von der verschiedenen Lokalisierung der Narben aber ist die Gestaltung der unifazialen Griffelabschnitte allem Anschein nach recht einförmig und erschöpft sich meist in der Veränderung der Länge

des Abschnittes. Nur selten spielt sich innerhalb des unifazialen Abschnittes neben der funktionellen Differenzierung auch eine gewisse gestaltliche Differenzierung ab, die im fertigen Griffel die ursprüngliche Einheitlichkeit des unifazialen Abschnittes überdeckt.

So z. B. bei *Linum bulgaricum*. Das Gynöceum dieser *Linum*-Art hat 5 freie Griffel. Jeder von diesen ist zur Blütezeit lang und schmal entwickelt und trägt an seinem Ende eine kleine schildförmige Platte, die ihre Oberseite gegen das Zentrum des Gynöceums wendet und dem stielartigen Griffelabschnitt in derselben Weise aufsitzt wie eine schildförmige Spreite ihrem Stiel (Abb. 2f—i). Der Plattenrand ist vollständig in sich geschlossen und geht wie eine Querzone über die ventrale Mediane des Griffels hinweg. Sowohl die Fläche als auch der etwas nach hinten gedrehte Rand und die Unterseite der Platte sind dicht mit Papillen besetzt und lassen dadurch deutlich die langgestreckte Ansatzstelle des kahlen stielförmigen Abschnittes erkennen. Über dieser Ansatzstelle ist die Platte — wie sonst bei Schildspreiten üblich — etwas eingewölbt.

An jüngeren Karpellen (etwa Abb. 2d, e) tritt die Griffelplatte weniger auffällig in Erscheinung, da sie hier noch nicht breiter als der Stielabschnitt ist und zudem noch keine Papillen trägt. Trotzdem weist auch sie bereits einen in sich geschlossenen Rand und eine leichte Eindellung auf, so daß sie schon deutlich gekennzeichnet und vom Stielabschnitt abgesetzt ist.

An noch jüngeren Griffeln aber (Abb. 2b) läßt sich keine Platte mehr erkennen. Das Griffelende wird hier vielmehr von einer einheitlichen radiären Spitze eingenommen, die am ganz jungen Primordium (Abb. 2a) noch unbedeutend, später aber dann ansehnlich in Erscheinung tritt (vgl. auch PAYER über *Linum perenne*). Die Schildplatte differenziert sich, wie deutlich zu beobachten ist, erst im Lauf der Ontogenese nachträglich aus dem apikalen Ende der radiären Spitze heraus, indem fast gleichzeitig eine leichte Abflachung und Einwölbung der Spitzenregion und eine schwache Randkontur um die abgeflachte Kontur herum bemerkbar werden (vgl. Abb. 2c).

Die jungen Karpelle, die eine noch undifferenzierte Spitze tragen, sind gegen das Gynöceuminnere noch in ihrer ganzen Länge klaffend offen (Abb. 2b). Sie lassen dabei erkennen, daß der Hohlraum jedes Karpells wohl bis in den verschmälerten apokarpen Abschnitt, also in den späteren Griffel, hinein, nicht aber bis zu seinem äußersten Ende reicht, sondern unterhalb der radiären Spitze zu Ende ist. Die Spitze ist demnach solid. Auch der Karpellrand endet stets an der Basis der radiären Spitze, reicht also ebenfalls nicht in sie hinein. Die Spitze ist demnach unifazial, und zwar, da ja die Karpelloberseite erst im Karpellhohlraum in Erscheinung tritt, normal unifazial gebaut.

Dieser Sachverhalt bleibt auch trotz der Veränderungen, die im Lauf der späteren Ontogenese am Griffel vor sich gehen, erkennbar. So läßt die Vorderansicht eines fertig entwickelten Griffels (Abb. 2h)

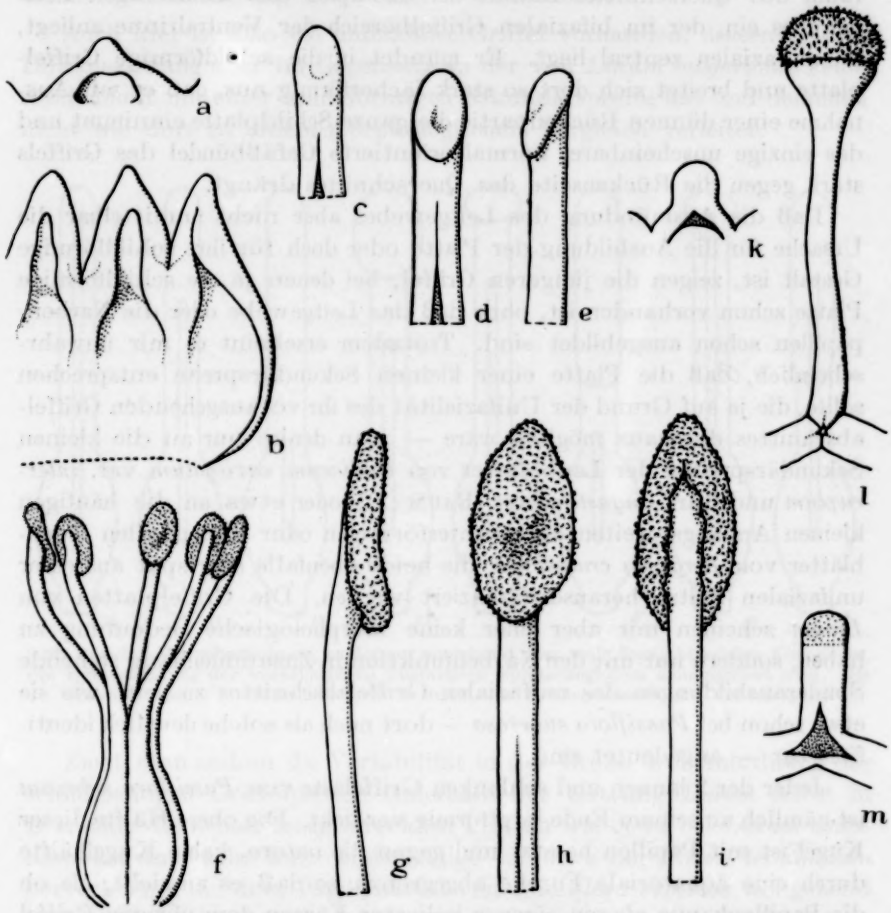

Abb. 2a—m. Ontogenetische Entwicklung der unifazialen Griffel von *Linum bulgaricum* (a—i), *Passiflora suberosa* (l, m) und *Erythroxylon coca* (k). In a, b, f und k sind ganze Karpelle, in l und m Griffel, in den übrigen Abbildungen nur Griffelenden gezeichnet; f Totalansicht des Gynöceums, a—d, h und k—m in Vorder-, e und g in Seiten-, i in Rückenansicht. Die erwachsenen Stadien sind auch hier jeweils wesentlich schwächer vergrößert als die jungen.

von der Basis bis etwas über die halbe Griffelhöhe hinauf eine Ventralnaht erkennen, die durch die Verwachsung des Ventralspaltes entstanden ist. Der übrige Teil des Griffelstiels dagegen besitzt diese Ventralnaht nicht; er ist daher offensichtlich, zusammen mit seiner Schildplatte, aus der soliden unifazialen Spitze des jungen Karpells hervorgegangen.

Querschnitte durch den Griffel lassen nicht mehr als das allmähliche Auslaufen der etwas eingezogenen Ventralnaht und die damit verbundene völlige Abrundung des oberen Griffelabschnittes beobachten. Den Hauptraum des Querschnittes nimmt der Komplex des kleinzelligen Leitgewebes ein, der im bifazialen Griffelbereich der Ventralrinne anliegt, im unifazialen zentral liegt. Er mündet in die schildförmige Griffelplatte und breitet sich dort so stark fächerförmig aus, daß er mit Ausnahme einer dünnen Rückenpartie die ganze Schildplatte einnimmt und das einzige unscheinbare, normal orientierte Gefäßbündel des Griffels stark gegen die Rückenseite des Querschnittes drängt.

Daß die Ausmündung des Leitgewebes aber nicht unmittelbar die Ursache für die Ausbildung der Platte oder doch für ihre schildförmige Gestalt ist, zeigen die jüngeren Griffel, bei denen ja die schildförmige Platte schon vorhanden ist, ohne daß das Leitgewebe oder die Narbenpapillen schon ausgebildet sind. Trotzdem erscheint es mir unwahrscheinlich, daß die Platte einer kleinen Sekundärspreite entsprechen sollte, die ja auf Grund der Unifazialität des ihr vorausgehenden Griffelabschnittes durchaus möglich wäre — man denke nur an die kleinen Sekundärspreiten der Laubblätter von *Codiaeum variegatum* var. *interruptum* und var. *angustifolium* [BAUM (2)] oder etwa an die häufigen kleinen Anhangsspreiten der trichterförmigen oder diplophyllen Hochblätter von *Bergenia crassifolia*, die beide ebenfalls sehr spät aus einer unifazialen Spitze herausdifferenziert werden. Die Griffelplatten von *Linum* scheinen mir aber eher keine morphologische Bedeutung zu haben, sondern nur mit der Narbenfunktion in Zusammenhang stehende Sonderausbildungen des unifazialen Griffelabschnittes zu sein, wie sie etwa schon bei *Passiflora suberosa* — dort noch als solche deutlich identifizierbar — angedeutet sind.

Jeder der 3 langen und schlanken Griffeläste von *Passiflora suberosa* ist nämlich an seinem Ende kopfförmig verdickt. Die obere Hälfte dieser Kugel ist mit Papillen besetzt und gegen die untere, kahle Kugelhälfte durch eine äquatoriale Furche abgegrenzt, so daß es aussieht, als ob die Papillenkappe als ein eigener isolierter Körper dem übrigen Griffel aufsitzen würde (vgl. Abb. 2l).

Die Grenzfurche bildet sich erst in der späteren Ontogenese. In einem jungen Entwicklungszustand (etwa Abb. 2m) sind die Griffeläste noch einheitlich und, da auch die kopfige Auftreibung des Endabschnittes erst spät durchgeführt wird, in ihrer ganzen Länge gleichmäßig radiär gebaut. Nur der Beginn der Papillenbildung an den Endabschnitten weist auf deren spätere Differenzierung hin. Der Karpellrand reicht nicht in den Griffel hinein, sondern endet, zur Blütezeit an der äußersten Basis der auseinandergespreizten Griffel gerade noch sichtbar, an der Grenze von fertilem und sterilem Karpellanteil. Weder am ausgewach-

senen noch am jungen Griffel ist daher eine Ventralnaht zu sehen. Die Querzone läuft spitz zu, ist aber nicht ganz deutlich zu sehen, weil unmittelbar ober ihr die Ventralseite noch etwas abgeflacht ist, bevor sie an der Abrundung des Griffelastes teilnimmt.

Auch hier ist also ein unifazialer Griffel vorhanden, dessen apikale Differenzierung aber im Gegensatz zu der von *Linum bulgaricum* keine Ähnlichkeit mit einer schildförmigen Sekundärspreite hat und demnach nicht wie dort zu einem morphologischen Vergleich verleitet.

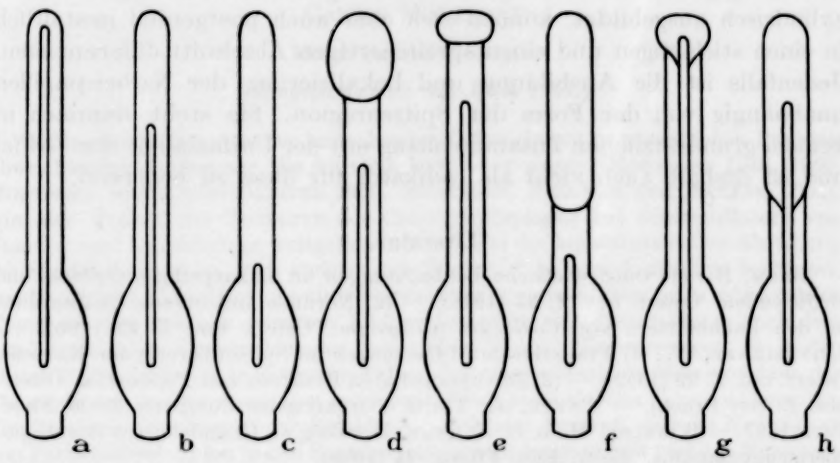

Abb. 3a—h. Karpellschemata, an denen, ausgehend vom vollständig bifazialen Karpell (a), die Herausbildung der verschiedenen unifazialen Spitzenregionen demonstriert wird. Die bifaziale Region ist jeweils kenntlich durch das Vorhandensein des Ventralspalts.

Zieht man zudem die Variabilität in der Größe und Anordnung der schildförmigen Griffelplatten innerhalb der Gattung *Linum* selbst in Betracht, die neben langgestreckten Platten wie etwa bei *Linum usitatissimum* auch sehr kurze endständige wie etwa bei *Linum tenuifolium* hervorbringt, die dem Papillenareal von *Passiflora suberosa* weitgehend ähneln, so wird man in der Meinung, daß es sich in den Griffelplatten nicht um morphologische Spreiten handelt, weiter bestärkt.

Ähnlich wie bei *Passiflora* liegen die Verhältnisse z. B. auch bei *Erythroxylon coca*, von der ein junger Griffel in der Abb. 2k dargestellt ist. Ob auch die auffälligen, stark schildförmigen und auf ihrer Oberseite papillösen Griffelplatten von *Rheum undulatum* und *Rumex pulcher* mit denen von *Linum bulgaricum* oder im weiteren mit denen von *Passiflora suberosa* vergleichbar sind, wie es nach den Abbildungen verschiedener Entwicklungsstadien bei Payer den Anschein hat, müßte untersucht werden.

Abschließend sei auf die Schemata der Abb. 3 verwiesen, an denen, ausgehend vom vollständig bifazialen Karpell (Abb. 3a), die Herausbildung der verschiedenen unifazialen Spitzenregionen demonstriert wird.

Zusammenfassung.

Ebenso wie die Laubblätter können auch die Karpelle eine radiär gebaute, solide, normal unifaziale Spitze entwickeln, die dann je nach ihrer relativen Länge verschiedenen Anteil am Aufbau des Griffels nimmt. Unabhängig von ihrer Länge sind die Spitzen in der Regel einfach zylindrisch ausgebildet, können sich aber auch postgenital gestaltlich in einen stielartigen und einen spreitenartigen Abschnitt differenzieren. Jedenfalls ist die Ausbildung und Lokalisierung der Narbenpapillen unabhängig von der Form der Spitzenregion. Sie steht demnach in keinem grundsätzlichen Zusammenhang mit der Unifazialität der Griffel und ist deshalb auch nicht als Indikator für diese zu benützen.

Literatur.

BAUM, H.: (1) Ontogenetische Beobachtungen an einkarpelligen Griffeln und Griffelenden. Österr. bot. Z. **95** (1948). — (2) Normale und inverse Unifazialität an den Laubblättern von *Codiaeum variegatum*. Österr. bot. Z. **99** (1952). — LEINFELLNER, W.: (1) Transversale Abflachungen im Spitzenbereich der Karpelle. Österr. bot. Z. **99** (1952). — (2) Die hypopeltaten Brakteen von *Peperomia*. Österr. bot. Z. (im Druck). — PAYER, J.: Traité d'Organogénie Comparée de la Fleur. Paris 1857. — WINKLER, H., u. G. JUHNKE: Der Balg als Grundelement des Angiospermengynöceums. Beitr. Biol. Pflanz. **25** (1938).

Univ.-Dozent Dr. HERMA BAUM-LEINFELLNER, Botanisches Institut der Universität Wien, Wien III, Rennweg 14.

Planta, Bd. 42, S. 461—464 (1953).

Aus der ökologischen Station Jugenheim a. d. Bergstraße des Botanischen Instituts der Universität Frankfurt a. M.

Kurze Mitteilung.

HOCHSOMMERLICHE VERÄNDERUNGEN DES CHLOROPHYLL-SPIEGELS BEI LAUBBÄUMEN VON GEGENSÄTZLICHEM PHOTOCHEMISCHEM REAKTIONSTYPUS.

Von

CAMILL MONTFORT.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. März 1953.)

Nach einer neuen, von der herrschenden Lehrmeinung in wesentlichen Punkten abweichenden Auffassung, die kürzlich begründet wurde (MONTFORT 1948, 1950, MONTFORT und KRESS-RICHTER 1950, MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1952), wird der Verlauf der Zeitkurve des Chlorophyllspiegels bei Sonnenblättern von Stauden und Laubbäumen weitgehend einmal von der konstitutionellen Abstufung der Starklichtresistenz, zum andern vom Wetter, d. h. vom Lichtklima bestimmt. Im Mesophyll ökologisch maximal bestrahlter Sonnenblätter vom photo*labilen* Typus gesellen sich zur primären Bildungshemmung des Farbstoffes je nach dem Grad der Resistenz reversible oder irreversible Chlorophyllzerstörungen, die in den oberen Palisadenlagen in extremen Fällen eine photochemische Metamorphose der Chloroplasten zu Chromoplasten bewirken. Beim photo*stabilen* Typus widerstehen die Plastiden dem Angriff der Strahlung in solchem Ausmaß, daß die Neubildung von Farbstoffmolekülen in den Sonnenblättern sehr lange anhält und das Maximum des (flächenrelativen) Chlorophyllgehaltes selbst im Hochsommer noch im stärksten Lichtfeld angetroffen wird.

Trifft diese Auffassung zu, dann müssen synchrone Prüfungen jeweils der gleichen So- und Scha-Blätter photostabiler und photolabiler Formen selbst in kurzen Zeitabschnitten aufschlußreich sein. Die Ergebnisse gleichzeitiger Bestimmungen der zeitlichen Veränderungen des lichtökologischen Chlorophyllspiegels bei einer größeren Zahl von Versuchspflanzen werden somit zum Prüfstein der Gültigkeit der neuen Auffassung. Bevor einige Beobachtungen solcher Art vorgeführt werden, sollen von einer mäßig photolabilen Buche die Beziehungen zwischen Lichtfeld und Chlorophyllgehalt aufgezeigt werden. In Abb. 1 ist von einer solchen Buche das lichtökologische Spektrum des Chlorophyllspiegels zu Ende August 1951 im Vergleich von 4 ökologisch bedeutsamen Lichtfeldern dargestellt. Angesichts der während der letzten Jahre immer wieder von uns beobachteten Tatsache, daß selbst Angehörige des photostabilen Reaktionstypus im Frühjahr und Frühsommer im ökologisch maximalen Licht gegenüber weniger starken Lichtfeldern eine ausgesprochene *Hemmung* der Chlorophyllbildung aufweisen, hätte man auch für unsere Buche annehmen können, der Abfall der Kurve

beim Übergang von den So/Ost-Blättern zu den So/S-Blättern käme durch jenen Faktor, also durch eine vielleicht ungewöhnlich lang anhaltende *Bildungshemmung* des Farbstoffs zustande. Allein unsere mehrfach an einer Reihe von Buchen abgestufter Photolabilität, wie auch an photolabilen Stauden durchgeführten Zeitserien haben übereinstimmend ergeben, daß bei empfindlichen Formen in den Sonnenblättern während Schönwetterperioden schon im Frühsommer beträchtliche Chlorophyll*zerstörungen* auftreten. Bei Einschaltung von Schlechtwetterperioden können sie auch reversibler Natur sein (MONTFORT und KRESS - RICHTER 1950).

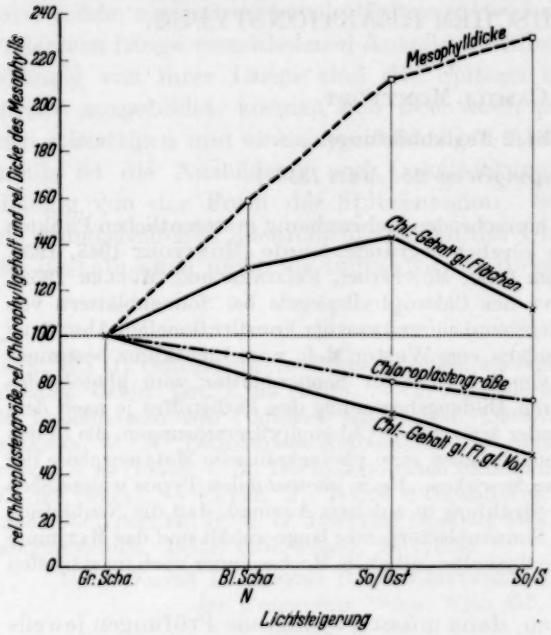

Abb. 1. *Fagus silvatica*, photolabile Form. Lichtökologisches Spektrum des Chlorophyllspiegels vom 28. 8. 1951. Durchschnitt aus je 5 Blättern. Gr.-Scha Grünschatten der Krone; Bl-Scha/N Blauschatten der Nordseite; So/Ost Sonnenblätter der Ostseite; So/S Maximal bestrahlte Blätter der Südseite.

Diese photochemischen Chlorophyllzerstörungen gehen Hand in Hand mit einer Größenabnahme der Chloroplasten. Berechnet man die Chlorophyllwerte unter Berücksichtigung der aus der Abb. 1 ersichtlichen Dickenunterschiede des Mesophylls auf gleiches Volumen gleicher Flächen und bezieht sie ebenso wie die Chloroplastengröße auf die Werte im schwächsten Licht (Grünschatten der Krone), dann nimmt der Chlorophyllgehalt mit der Steigerung der Lichtzufuhr *stetig ab*. Das Gefälle ist zwar erheblich steiler als die Abnahme der Chloroplastengröße, aber eine gewisse grundsätzliche Übereinstimmung im morphologischen und biochemischen Verhalten ist unverkennbar.

Zwischen dem 13. 8. und dem 3. 9. 1948 wurden bei Oberstdorf in 860 m Höhe von einer Esche, einem Flieder und einer Buche, die völlig frei nebeneinander standen, während einer Schönwetterperiode maximal bestrahlte Sonnenblätter der Südseite (So/S), Blätter der Ostseite (So/Ost), Blauschattenblätter von der Nordseite (Bl. Scha/N) sowie Grünschattenblätter aus dem Inneren der Krone (Gr. Scha) gleichzeitig in Abständen von mehreren Tagen durch Entnahme korrespondierender Probeflächen auf den Chlorophyllgehalt geprüft. Wegen der Methodik

der Primäranalyse des Ausgangsmaterials, der Beurteilung der Lichtfelder sowie der Chlorophyllbestimmung darf auf die Bemerkungen bei MONTFORT (1950), ZAHN (1952) und FELGNER (1952) verwiesen werden. Wir betrachten hier vor allem die Chlorophyllproben der *maximal* bestrahlten Sonnenblätter im Vergleich mit den zugehörigen Schattenblättern aus starkem diffusem Tageslicht (Abb. 2).

Würde man sich darauf beschränkt haben, von den 3 Versuchspflanzen nur die Schattenblätter zu vergleichen, so wäre der Eindruck entstanden, die 3 Pflanzen gehörten dem gleichen Reaktionstypus an. Der Gegensatz in der photobiologisch entscheidenden Reaktion wäre unerkannt geblieben. Alle 3 Vertreter zeigen im Blauschatten den ziemlich gleichmäßigen und fast horizontalen Verlauf der Kurven. Außer einer geringen Zunahme des Chlorophylls sind keine Besonderheiten zu verzeichnen.

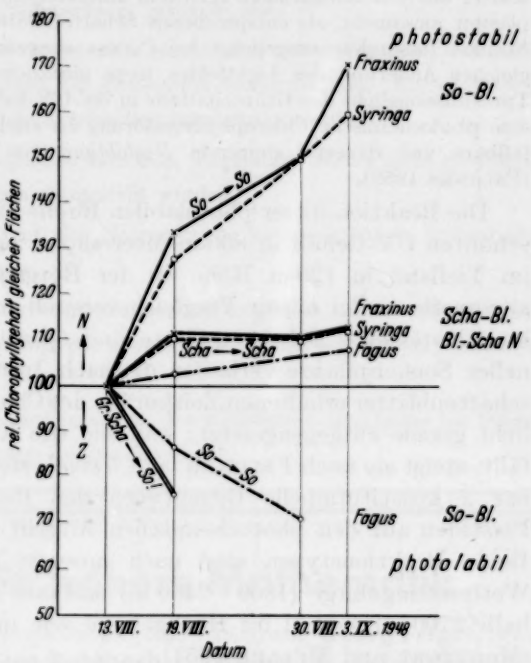

Abb. 2. *Faxinus excelsior*, *Syringa vulgaris*, *Fagus silvatica*. Synchrone Zeitkurven des Chlorophyllspiegels von Sonnen- und Schattenblättern. Spätsommer 1948. Erklärung im Text. Durchschnitt aus je 5 Blättern. *N* Neubildung von Chlorophyll; *Z* Zerstörung von Chlorophyll.

Anders die Sonnenblätter. Hier kann man wirklich sagen: „Die Sonne bringt es an den Tag." Nun scheiden sich die Partner in 2 Lager und bekunden damit 2 gegensätzliche Reaktionsweisen: nur *Fraxinus* und *Syringa* (als Angehörige des photo*stabilen* Typus) vermögen den Ausgangsgehalt an Chlorophyll im stärksten Lichtfeld nicht nur zu halten, vielmehr noch ganz wesentlich zu *steigern*. In auffälligem Gegensatz zu ihnen läßt in den Sonnenblättern von *Fagus* eine schon nach wenigen Tagen faßbare Zerstörung von Chlorophyllmolekülen die Versuchsbuche als Angehörige des photo*labilen* Typus erkennen. Der Gegensatz zu den Befunden von OLSEN (1942) ist recht auffällig. Er spricht dafür, daß der dänische Forscher, der übrigens So- und Scha-Blätter

nicht vom gleichen Individuum bezog, bei der Gewinnung von Sonnenblättern offenbar an eine photo*stabile* Buche geraten ist.

Nach Freilegung vorher auf der Südseite durch dicht belaubte Nachbaräste stark verschatteter Blätter zeigt ihr Mesophyll bei unserer Buche nach erfolgter Insolation (Gr. Scha → So der Abb. 2) im Verlauf von 5 Tagen gegenüber den im Sonnenlicht *aufgewachsenen* Blättern (So → So) den Zerstörungsgrad von 14% auf 24% Chlorophyll gesteigert. Diese Reaktion der *plötzlich* besonnten Schattenblätter aus dem schwächsten Lichtfeld unterstreicht die Photolabilität der Chloroplasten umsomehr, als entsprechende Schattenblätter ausgesprochen photo*stabiler* Formen (besonders ausgeprägt bei *Cornus sanguinea* und *Clematis vitalba*), bei gleicher Änderung des Lichtfeldes trotz plötzlichem Übergang aus UV-freiem Transmissionslicht des Grünschattens in die UV-haltige Gesamtstrahlung, anstatt eine photochemische Chlorophyllzerstörung zu erleiden, eine schon nach 2 Tagen faßbare und dauernd steigende *Neubildung* von Farbstoffmolekülen erfahren (Felgner 1952).

Die Reaktion dieser photolabilen Buche hat übrigens nichts mit dem erhöhten UV-Gehalt in 860 m Meereshöhe zu tun. Wir haben sie auch im Tiefland in 120 m Höhe an der Bergstraße im gleichen Ausmaß angetroffen. Bei einem Vergleichsversuch mit *Asarum europaeum* als konstitutioneller Schattenpflanze und *Clematis vitalba* als konstitutioneller Sonnenpflanze verlaufen die nach Insolation der früheren Grünschattenblätter erhaltenen Zeitkurven des Chlorophyllspiegels im Sonnenlicht gerade entgegengesetzt: während die Kurve bei *Asarum* steil abfällt, steigt sie nach Felgner bei *Clematis* steil an. Es liegen also offenbar 2 konstitutionelle Gegentypen der Reaktion chlorophyllhaltiger Plastiden auf den photochemischen Angriff der Gesamtstrahlung vor. Beide Reaktionstypen sind nach unseren jüngsten Erfahrungen im Wettersteingebirge (1800—2400 m) und aus den Ötztaler Alpen (oberhalb 2700 m) sowohl im Hochgebirge wie im Tiefland sehr verbreitet (Montfort und Müller 1951).

Literatur.

Felgner, J.: Diss. Naturwiss. Fak. Frankfurt a. M. 1952. — Montfort, C.: Natur u. Volk **78**, 86 (1948). — Z. Naturforsch. **5b**, 221 (1950). — Montfort, C., J. Felgner u. L. Müller: Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 106 (1952). — Montfort, C., u. J. Kress-Richter: Planta (Berl.) **38**, 516 (1950). — Montfort, C., u. L. Müller: Unveröffentlichte Versuche vom Sommer 1951. — Olsen, C.: C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Ser. chim. **24** (1942). — Zahn, R.: Diss. Naturwiss. Fak. Frankfurt a. M. 1952.

Prof. Dr. C. Montfort, Frankfurt a. M., Botanisches Institut der Universität.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Einführung in die höhere Mathematik

Vorlesungen an der Universität Berlin (1920—1934) von **Georg Feigl** †, bearbeitet und herausgegeben von **Hans Rohrbach**, o. Professor der Mathematik an der Universität Mainz. Mit 19 Abbildungen. VIII, 375 Seiten. Gr. - 8°. 1953.

Ganzleinen DM 26.80

Inhaltsübersicht: **Komplexe Zahlen:** Vorbemerkungen über reelle Zahlen. Das Rechnen mit komplexen Zahlen. Das Rechnen mit endlichen Summen und Produkten. — **Zahlenreihen und Vektoren:** Das Rechnen mit Zahlenreihen. Deutung reeller Zahlenreihen als Vektoren für $n = 1, 2, 3$. Deutung von Zahlenreihen als Vektoren im allgemeinen Fall. — **Determinanten:** Determinanten 2. Ordnung. Definition der Determinante 3. Ordnung. Das Vorzeichen einer Permutation. Definition und Eigenschaften der Determinante n-ter Ordnung. Einige Sätze über Determinanten. — **Polynome und rationale Funktionen:** Polynome in einer Veränderlichen. Teilbarkeitseigenschaften. Anwendungen (Partialbruchzerlegung). Polynome in mehreren Veränderlichen. — **Systeme von linearen Gleichungen:** Allgemeine Sätze über die Lösungen eines Systems linearer Gleichungen. Der Hauptfall $m = n$ eines linearen Gleichungensystems. Der Rang einer Matrix. Der allgemeine Fall eines homogenen Gleichungensystems. Der allgemeine Fall eines inhomogenen Gleichungensystems. — **Der Gruppenbegriff:** Das Rechnen mit Permutationen. Definition der Gruppe. Einige Eigenschaften einer Gruppe. — **Matrizen und lineare Substitutionen:** Quadratische Matrizen. Rechteckige Matrizen. Lineare Substitutionen. — **Grundbegriffe der Mengenlehre:** Verknüpfung und Abbildung von Mengen. Abzählbare und nichtabzählbare Mengen. Geordnete Mengen. — **Die ganzen rationalen Zahlen:** Die Menge der natürlichen Zahlen. Das Rechnen mit natürlichen Zahlen. Die Addition der ganzen Zahlen. Die Multiplikation der ganzen Zahlen. — **Die rationalen Zahlen:** Das Rechnen mit rationalen Zahlen. Der Bereich der rationalen Zahlen. Folgerungen für das Buchstabenrechnen. Mehrgliedrige Ausdrücke. — **Die reellen Zahlen:** Die positiven reellen Zahlen. Der Bereich aller reellen Zahlen. Stetigkeit der Menge der reellen Zahlen. — **Namen- und Sachverzeichnis.**

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Physikalisches Wörterbuch

Herausgegeben von **Wilhelm H. Westphal,** Berlin. Zwei Teile in einem Band. Mit etwa 10500 Stichwörtern und 1595 Textfiguren. VI, 833 und 795 Seiten 4°. 1952. Halbfranz DM 148.—

Aus den Besprechungen: Die zweite Auflage des physikalischen Handwörterbuches von A. Berliner und K. Scheel erschien vor fast 20 Jahren. Die stürmische Entwicklung der Physik machte ein neues Werk dieser Art dringend erforderlich. Es mag ja kühn erscheinen, die ungeheure Stoffülle in Form eines Wörterbuches zusammenfassen zu wollen. Es ist aber dem Herausgeber und seinen Mitarbeitern gelungen, diese schwierige Aufgabe in hervorragender Weise zu lösen. Es ist ihnen gelungen, ein Werk zu schaffen, welches in aller Kürze, aber doch in verständlicher Weise, über jede physikalische Frage Auskunft gibt. Gegenüber dem früheren Handwörterbuch wurden die Gesetze der physikalischen Chemie und Astrophysik voll, die der Geophysik und Biophysik in gewissem Umfange berücksichtigt. Weiter wurde ein kurzer Abriß der Geschichte der Physik sowie eine Seite der Lebensdaten von 875 Physikern hinzugefügt. Dagegen wurde die angewandte Physik nur soweit berücksichtigt, insofern sie für die Grundlagenforschung von Bedeutung ist. Aus der Mathematik wurde, nach dem Vorwort des Herausgebers, alles das aufgenommen, was der Physiker für seine Arbeit ständig braucht . . .
Die Ausstattung des Buches ist, wie man es von dem Verlag gewohnt ist, ausgezeichnet. Dieses Buch benötigt keine Empfehlung, es empfiehlt sich selbst. Für jeden Naturwissenschaftler und naturwissenschaftlich interessierten Mathematiker ist dieses Werk unentbehrlich. *„Monatshefte für Mathematik"*

Physik. Ein Lehrbuch

Von **Wilhelm H. Westphal.** Sechzehnte und siebzehnte Auflage. Mit 649 Abbildungen. XII, 743 Seiten Gr. -8°. 1953. Ganzleinen DM 33.60

Aus den Besprechungen der 14. und 15. Auflage. Dieses ausgezeichnete, für den Hochschüler bestimmte Werk umfaßt nicht nur die üblichen Gebiete der praktischen Physik wie Mechanik, Wärmelehre, Elektrizität, Magnetismus und Optik, sondern auch die Relativitätstheorie, die Kernphysik und die Astrophysik. Obwohl die einzelnen Kapitel recht anschaulich wiedergegeben werden, wird jedoch nur derjenige wirklichen Nutzen aus ihnen ziehen, der mit den Grundlagen der Infinitesimalrechnung und Vektoranalysis vertraut ist. Das Buch kann, besonders im Hinblick auf die Fülle neuerer Tatsachen, zum Studium der Physik wie auch der physikalischen Chemie der Materie wärmstens empfohlen werden.
„Zeitschrift für analytische Chemie"

Kleines Lehrbuch der Physik

ohne Anwendung höherer Mathematik

Von **Wilhelm H. Westphal,** Honorarprofessor an der Technischen Universität Berlin. Zweite, verbesserte Auflage. Mit 283 Abbildungen. VIII, 263 Seiten Gr.-8°. 1953. Ganzleinen DM 12.60

Aus den Besprechungen: Dieses kleine Lehrbuch soll eine Einführung in die Physik für breite Kreise vermitteln. Wie nicht anders zu erwarten war, ist auf Grund der großen Erfahrungen des Verf. die Darstellung klar und flüssig, wenn auch nicht immer leicht verständlich. Sicher wird das Buch als eine sehr gute Einführung in das Gebiet der Physik seinen Platz neben dem großen „Westphal" behaupten können. Besonders gut hat die heute sehr stark interessierende Darstellung der Atome gefallen, wie auf dem engen Raum von 25 Seiten die für eine Einführung interessierenden Punkte der Atomhülle und des Atomkerns zusammengestellt sind, ohne daß Wesentliches ausgelassen wurde. Mancher Student wird gern nach dem Studium dieser kleinen Einführung zur weiteren Vertiefung zu dem größeren Lehrbuch der „Physik" greifen. Wenn auch für einen Außenstehenden die Lektüre nicht immer leicht sein wird, so wird doch jeder Lernende das Buch mit Gewinn wieder aus der Hand legen. Es wäre dem Buch gerade bei dem wachsenden Eindringen der physikalischen Probleme in breitere Laienkreise (man denke an die Kernspaltungsprobleme) eine gute Verbreitung zu wünschen . . . Die Ausstattung des Buches ist entsprechend der Tradition des Springer-Hauses gut . . . *„Zeitschrift für angewandte Physik"*

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, und ein Prospekt des Springer-Verlages, Wien, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.